

# 褐藻ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardhの 生態学的研究\*<sup>1</sup>

村瀬 昇\*<sup>2</sup>

## Ecological study of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh (Fucales, Phaeophyta)\*<sup>1</sup>

Noboru Murase\*<sup>2</sup>

### 目 次

序 論 .....	133
第1章 生長と成熟 .....	140
緒 言 .....	140
材料と方法 .....	141
1. 調査および採集地点 .....	141
2. 生長の測定 .....	141
結 果 .....	145
1. 調査地点の概要 .....	145
2. 生長 .....	146
3. 成熟 .....	150
考 察 .....	152
第2章 群落構造 .....	158
緒 言 .....	158
材料と方法 .....	158
1. 材料 .....	158
2. 層別刈り取り法 .....	158
3. 年齢構造の解析 .....	159
4. 分散構造の解析 .....	159

水産大学校研究業績 第1646号, 2000年11月9日受付.

Contribution from National Fisheries University, No. 1646. Received Nov. 9, 2000.

\*1 本論文は三重大学へ提出した博士論文(2000年7月)を基本とし, その一部を改変したものである。

\*2 水産大学校生物生産学科 (Department of Applied Aquabiology, National Fisheries University)

結 果	160
1. 現存量と個体密度	160
2. 生産構造	162
3. 年齢構造	163
4. 分散構造	167
5. 群落更新	169
考 察	171
第3章 生産生態	173
緒 言	173
材料と方法	174
1. 群落内光環境の測定	174
2. 海面上の光強度の測定	175
3. 光合成および呼吸測定	175
4. 生産力の実測	177
5. 生産力モデルの作成	180
結 果	180
1. 幼体の生育光強度と日補償光強度	180
2. 現存量法による生産量	184
3. 生産力モデル	188
考 察	197
1. 幼体の生育限界光強度	197
2. 群落の生産力	198
総合考察	201
要 約	203
謝 辞	204
参考文献	204
Summary	211

## 序 論

ノコギリモク *Sargassum macrocarpum* C. Agardh (Fig. 1) は、褐藻綱ヒバマタ目ホンダワラ科ホンダワラ属に属する大型の海藻である。褐藻綱は、18SrDNA に基づく系統解析において (Van De Peer and Wachter 1997, 中山 1999), 陸上植物や緑

藻綱が属する緑色植物門, および紅藻綱が属する紅色植物門とは大きく異なる分類群に位置し (Fig. 2), 不等毛植物門の中で最も複雑な体制と生活環をもち (川井 1999), 水中の環境に高度に適応したグループである。

ホンダワラ属は世界中の温帯域から熱帯域にかけて広く分布し, 約500もの種に分化している (Yoshida

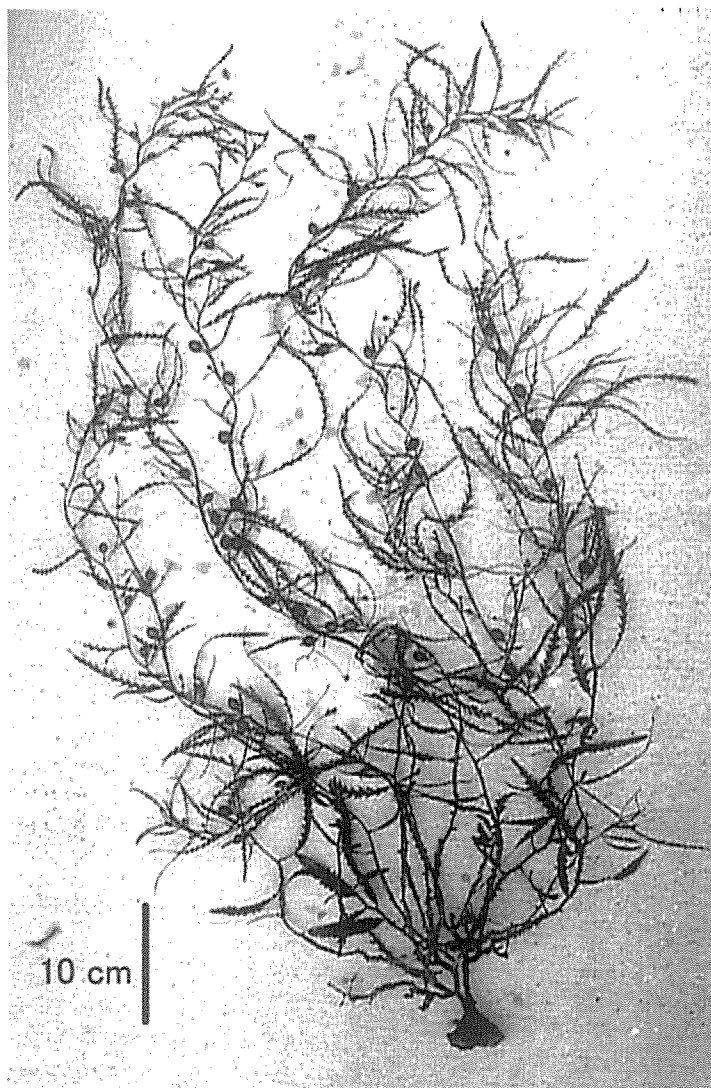


Fig. 1. Adult thallus of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh.

1989)。また、ホンダワラ属の藻体は一般的に付着器、茎、枝、葉、気胞などに高度に分化している (Fig. 3) ため、形態的な観点から、同属に属する多様な種を亜属や節として分類する試みが古くからなされた。Agardh (1889) により提案された *Phyllotrichia* 亜属, *Schizophycus* 亜属, *Bactrophycus* 亜属, *Arthrophyucus* 亜属および *Sargassum* (= *Eusargassum*) 亜属の5亜属とする体系が多少の改

訂があるものの現在まで採用されている (Fig. 2)。日本周辺ではこの内の *Bactrophycus*, *Schizophycus* および *Sargassum* の3亜属が認められる。それぞれの形態的な特徴としては, *Bactrophycus* 亜属は主枝下部の葉の葉柄が反曲し, 葉が単葉であり, 生殖器床が円柱状か扁圧して分岐せず, *Schizophycus* 亜属は葉が枝と同じ面に形成され, 葉と枝の分化の程度が少なく, 気胞に冠葉があり, *Sargassum* 亜属は葉柄

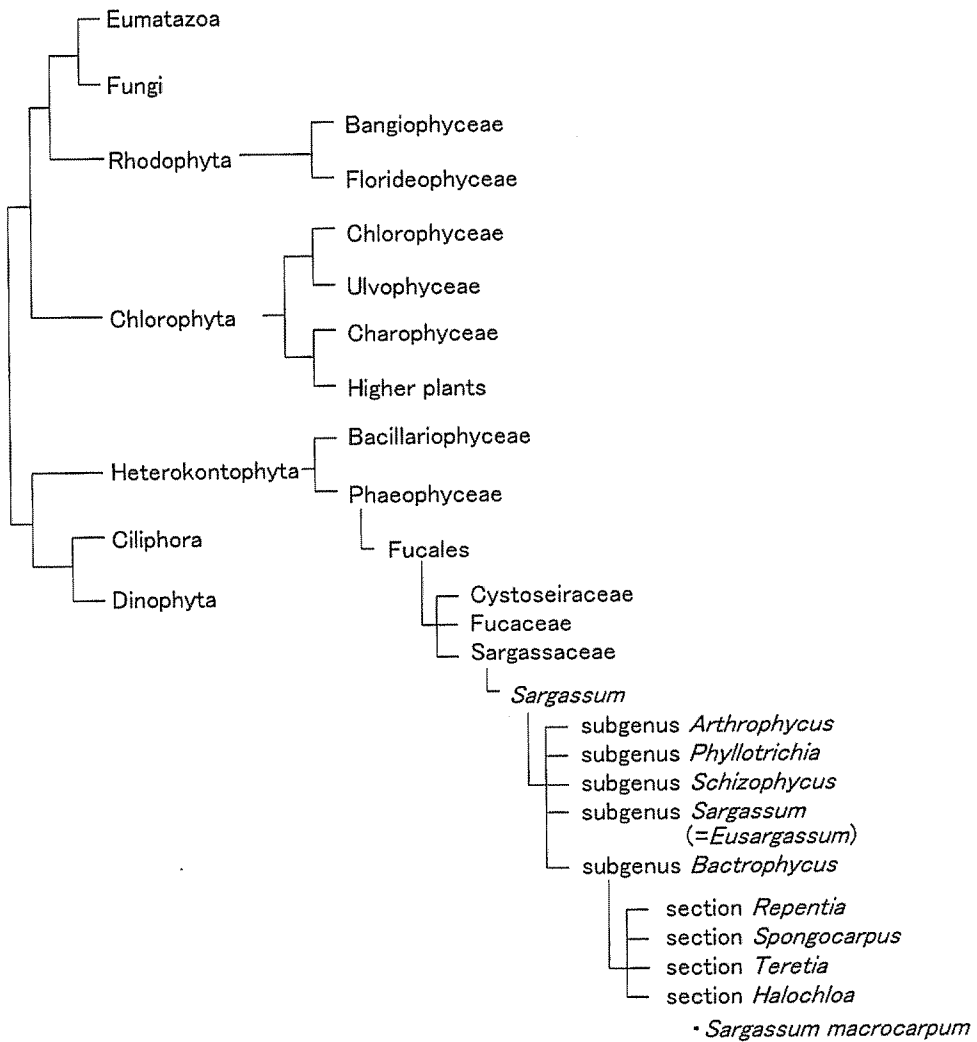


Fig. 2. Schematic diagram of phylogenetic position of *Sargassum macrocarpum*, inferred from molecular and morphological data.



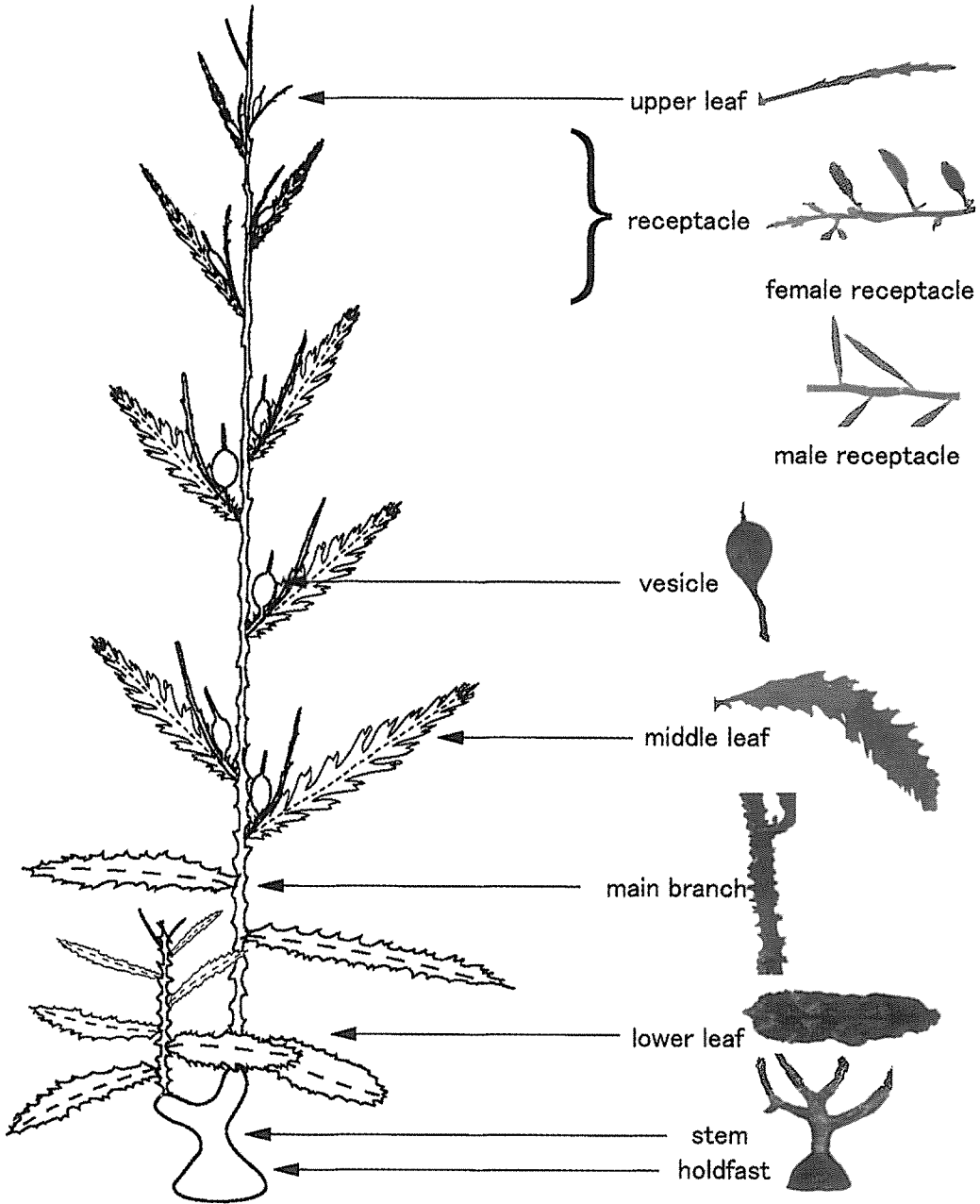


Fig. 3. Morphology of *Sargassum macrocarpum* showing the name of each organ.

が反曲せず、生殖器床がふつう分岐している (Yoshida 1983, 吉田 1998)。一方, *Phyllotrichia* 亜属および *Arthrophyucus* 亜属は南半球に分布するのに対して, *Bactrophyucus* 亜属は東アジアだけに分布する。Yoshida (1983) は日本産の *Bactrophyucus* 亜属に属する種について形態的性質を主とした詳細な研究を行ない、茎と主枝との関係および生殖器床の形に注目して *Repentia* 節, *Spongocarpus* 節, *Teretia* 節および *Halochloa* 節の4つの節を認めるとともに、28種を記載した。この中で本研究の対象種であるノコギリモクは *Bactrophyucus* 亜属の *Halochloa* 節として認められている (Fig. 2)。

ノコギリモクの学名としては *Sargassum serratifolium* を用いた時期が長く続いていた。スウェーデンの Lund 市にある Agardh Herbarium の *S. macrocarpum* のタイプ標本は、未成熟体の枝の一部で、重鋸歯をもった厚い葉や主枝の縁辺に突起を有する。一方, *Fucus serratifolium* (= *S. serratifolium*) のタイプ標本は、ノコギリモクに比べて基部が小型で、葉の質が薄く、主枝の突起をもたない。Yoshida (1983) は両標本を比較検討した結果、それまでノコギリモクの学名として当てられてきた *S. serratifolium* は C. Agardh が記載したものと異なっており、ノコギリモクの学名を *S. macrocarpum* C. Agardh とし, *S. serratifolium* (C. Agardh) C. Agardh にはウスバノコギリモクという和名を付けた。この *S. serratifolium* は日本海沿岸の深所でのみ採集される。

ノコギリモクの形態については、ホンダワラ属の植物と同様に藻体が付着器 (holdfast)、茎 (stem)、枝 (branch)、葉 (leaf)、気胞 (vesicle) などに高度に分化している (Fig. 3)。成体は数mの高さにまでなり、能登半島飯田湾では3.7m (谷口・山田 1978)、山口県深川湾では2.4mになる (Murase and Kito 1998)。付着器は円錐状で、茎は付着器から直立し数回分岐する。主枝 (main branch) は茎の頂部にらせん配列し、主枝の下部断面は扁平した2稜形で、中肋部は厚く、縁辺にはあまり尖らない突起が不規則な間隔で並んでいる。主枝から分岐する側枝 (lateral

branch) も発達し、末端部の断面は3稜形である。主枝下部の葉は線形あるいは被針形で、中肋は先端まで明瞭で、頂端は尖り、縁辺には粗い鋸歯がある。鋸歯の切れ込みは主枝の下部の葉では浅く、それより上部の葉では深くなり、中肋に達するものもある。重鋸歯もしばしば認められる。葉の質は厚く硬い。主枝の下部の葉では反曲が顕著である。気胞は球形あるいは楕円形で、その先端は尖っているか、葉と同じ形態をした小型の冠葉 (coronal leaf) をつける。生殖器巣が集まって形成される生殖器床 (receptacle) は、被針形あるいは線状の扁平で、枝の末端部に総状に配列する。雌雄異株で、雌の生殖器床 (female receptacle) は長さ約1 cm、幅約3 mm、雄の生殖器床 (male receptacle) は長さ約1.5 cm、幅約2 mmの大きさになる (Yoshida 1983)。

ノコギリモクは太平洋沿岸の関東地方から九州まで、日本海沿岸の青森県から九州西岸を経て鹿児島県まで、および瀬戸内海 (佐々田ら 1975, Yoshida 1983, 須藤 1992, 村瀬ら 1993, 吉田 1998, 林田 1998) に至る広い範囲で分布し (Fig. 4)、低潮線付近から水深約20mの深所にまで生育する。本種が着生する基質については、基質の安定度や海底面からの高さの違い

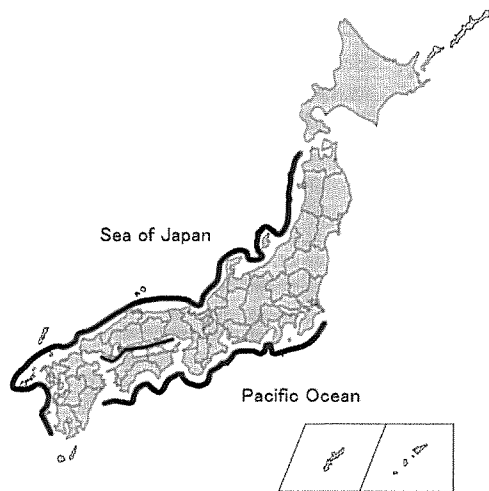


Fig. 4. Map showing distribution of *Sargassum macrocarpum* around the coast of Japan.

などの面から調査研究が行なわれている。すなわち、千葉県内浦湾内のヘイト支湾での海藻群落と5段階に設定した基質との関係から階級Ⅲ（長径12.5~25cmの小礫）以上の基質において遷移の変化系列の途中としてノコギリモクの出現が確認されている（今野 1985）。山口県東和町沿岸では直径50cmほどの巨礫や高さ50cmのコンクリートブロック上で本種の生育が観察されている（寺脇ら 1996）。山口県平生湾周辺（村瀬ら 1993）および下関市蓋井島周辺（大貝・村瀬 1995）では巨礫（人頭大~等身大）あるいは転石（等身大以上）上で本種は生育し、群落を形成することが報告されている。また、本種の生育場所は水深や波浪の違いにより影響を受けることが示されている（Yoshida *et al.* 1963）。波浪と本種との関係については、波浪による海水流動を石膏ボールの減少量を求めることによって評価し、本種は流動の小さい深所で優占して群落を形成し、流動が小さければ浅所まで分布域を広げる傾向が認められている（太田・二宮 1990）。一方、本調査を実施した山口県日置町と長門市に接する深川湾周辺ではノコギリモクは水深7~10mの岩盤上で優占し、群落を形成している（松井ら 1984）。したがって、本種は巨礫、転石および岩盤のような安定した基質上に生育し、海水流動の大きい浅所よりも流動の小さい深所で優占して分布する傾向がある。

本種は多年生であり、他のヒバマタ目植物と同様に世代交代がない。海中で肉眼視できる藻体は核相が複相の茎部越年生で、単相の時期が卵および精子の時期だけであるため単相世代は存在しない（Fig. 5）。本種の生殖は有性生殖による。雌雄異株で、それぞれの藻体では前述のように形態の異なる生殖器床が形成される。生殖器床の内部は生殖器果（conceptacle）で構成される。春から夏にかけて、雌性配偶体では生殖器果内の生卵器（oogonium）から8核を有する卵（egg）が形成され、それが放出され生殖器床の表面に付着する。雄性配偶体では生殖器果内の造精子（antheridium）から精子（sperm）が放出され、それが卵と受精することにより生殖が行われる。受精卵が発生を始めた幼胚（embryo）は仮根細胞を形成し、仮根細胞は4回の細胞分裂で16小細胞に分割される。

その小細胞から1本ずつの仮根（rhizoid）が伸長し、幼胚の下部には16本の仮根群がみられる（Inoh 1930）。仮根を発達させた幼胚は海底に沈み岩礁などに付着すると初期葉（primary leaf）を形成し、肉眼視できる発芽体（germiling）へと生長する。この発芽体が幼体（juvenile thallus）を経て成熟可能な藻体（matured thallus）に生長するが、その生長過程や期間についてはこれまで明らかにされてこなかった。成熟は一般に春から夏にかけて認められ、成熟後の藻体では秋までに生殖器床を形成していた主枝部分がすべて流失するが、その時期にはすでに茎部から短い主枝を新生している（谷口・山田 1978, Murase and Kito 1998）。この新しい主枝は冬から春にかけて伸長し、その後、成熟、流失の順で季節変化を繰り返す。また、越年する茎部および付着器は肥大しながら発達し、付着器の内部には生長輪が認められる（Yoshida 1983, Murase and Kito 1998）。

ノコギリモクの濃密な群落はガラモ場と呼ばれる。ガラモ場とはホンダワラ類によって構成された植物群落の総称である。ガラモ場内には日陰や海水流動の小さな空間が生じ、魚類の幼稚仔魚にとっての保育場を形成する。イカ類や魚類にとっては産卵場にもなる。藻体上に珪藻などの付着藻類や小型の巻貝類などの葉上生物あるいはワレカラ類、ヨコエビ類、アミ類などの小型甲殻類などの葉間生物が生育しているため、これらを捕食する魚類の餌場および生活の場となっている（布施 1962）。また、ホンダワラ類は波浪や成熟後の流失により藻体が基質から離れると気泡により海面に漂い、それが潮目などに大量に集まり、流れ藻を構成する。流れ藻は潮流によって漂流し、ハマチ養殖の種苗であるモジャコをはじめとして多くの魚類が集まる場であったり、サンマ、トビウオ、イカ類では産卵の場となる（小河 1983）。このようにガラモ場を構成するホンダワラ類は浅海沿岸域および沖合い域での漁業生産の場になることから水産業にとって重要である。そのため、国が主導する沿岸漁場整備開発事業をはじめとして、全国各地の自治体による漁場整備に関連しての藻場造成事業が最近では盛んに行なわれている。世界的にも東南アジア地域において水産生物の増殖を

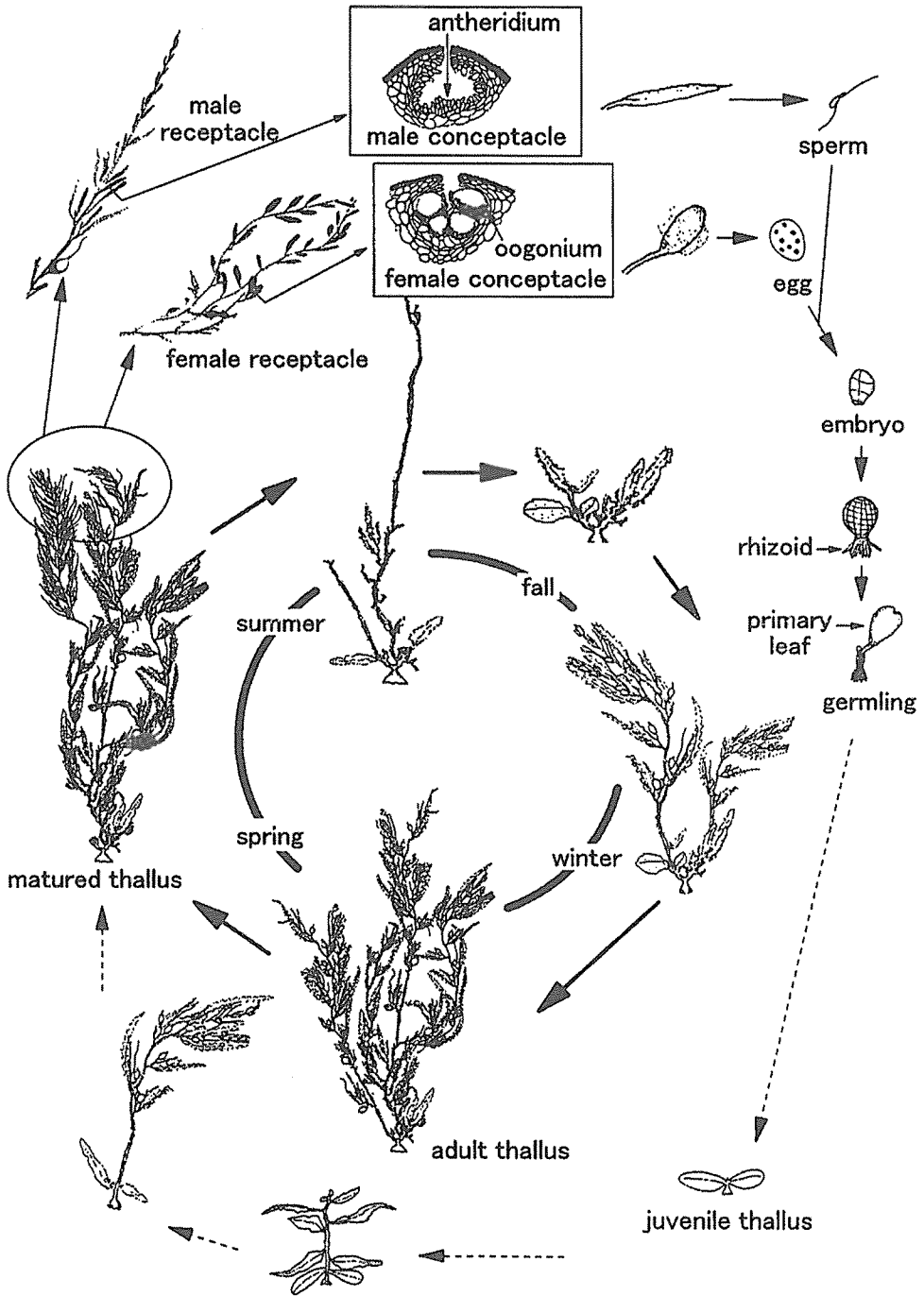


Fig. 5. Life cycle of *Sargassum macrocarpum*.

目的としたホンダワラ類の藻場を対象とした造成事業が注目されている (SEAFDEC 1990)。ホンダワラ類の工業的利用については、世界各地で乾燥したり灰にしたものを肥料として用いたり (新崎・新崎 1978)、インドやフィリピンではアルギン酸の原藻として利用されている (小河 1983, Trono 1999)。

一方、生物資源的な面としてガラモ場は、コンブ科で構成される海中林や海産種子植物のアマモ類で構成されるアマモ場と同様に沿岸生態系の一次生産者として重要な役割を果たしている (菊池 1973)。また近年、各地で広がっているウォーターフロント計画やレジャー産業の発展に伴い整備されつつある海中公園やダイビングスポットにおいてガラモ場は、海中景観の構成種であるとともに、我々人間にとってのアメニティー空間として、ますます重要性が高まることが考えられる。しかし、人間活動の影響による水質汚濁や沿岸域の開発や利用を目的とした埋め立てにより、ガラモ場を含めた海藻草類群落の消失が近年、急速に進行している (南西水研 1979, 磯辺 1994)。また、かつて大規模に広がっていた大型海藻群落が何らかの原因により衰退あるいは消失する「磯焼け」と呼ばれる現象が全国各地で認められている (三本菅 1994, 富士 1999)。このように浅海沿岸域の環境が激変するなか、藻場の維持や保全あるいは造成の必要性について、水産の分野だけでなく海洋工学の分野においても強く認識されるようになってきた。水産分野においては、「とる漁業」に加え「つくり育てる漁業」を推進するなかで「海洋牧場計画」が昭和55年度から63年度の9年間にわたって実施された。その中で海洋生態系のひとつとしてガラモ場の生態および造成の調査研究が行なわれた (月館 1989)。これに対して、かつて経済活動の面が重視され環境面が軽視される傾向が強かった海洋工学の分野でも、浅海域の埋め立てや人工島の建設などで影響が生じる恐れのある藻場を対象として現状の把握や代替藻場の造成に関する調査を実施している (増田ら 1998)。また、防波堤などの海岸構造物や漁港施設の整備の際には沿岸生態系へ配慮し、海藻の着生や藻場形成面積の拡大させる試みがなされている (Ozasa *et al.* 1995, 高木ら 1995)。さらに、地球規模での温暖

化現象を防止する目的からガラモ場の高いCO<sub>2</sub>固定能の有効性が期待されている (Smith 1981)。これらの取り組みは、漁業生産の向上とともに、環境修復および生態系の保全を図ることを目的としたものである。

このように水産的あるいは生物資源的に重要な役割を担うガラモ場の維持、保全および造成のための技術開発については、産業の発展と環境との調和が課題であり、そのためには、天然群落における群落構造や生産力などを含めた群落生態や生産生態に関する基礎的な研究が求められている。陸上の植物群落においては、一次生産者の観点から群落構造や生産力を知るために群落内における光環境と光合成および呼吸活性を正確に把握することが重要であるとして調査研究が行われてきた。その先駆けとして Monsi und Saeki (1953) は、層別刈り取り法を考案し、群落内における光環境を把握するとともに、物質生産の基礎である光合成特性から生産力を求めるための数学モデルを導き出した。このモデルは、単に生産力を推定するためだけでなく、光合成の主要因である光に注目して、群落内の光分布が各葉層での受光強度と光合成活性を決定する「作用」(環境の生物への働きかけ)と、群落内の葉量分布が各葉層での遮光量と光の分布を決定する「反作用」(生物の環境への働きかけ)との相互依存関係について明らかにした。この研究以降、陸上植物では群落構造と機能としての生産力との関係についての生産生態学的な研究が飛躍的に進展した。植物群落は、群落を構成する個体自身やその中で生存する生物群の生活空間を作っている。その空間は、構成個体の光合成に基づく物質生産などの機能を果たすための条件、すなわち構造を備えている。群落における構造と機能との関係は、構造が機能を発揮し、機能が構造づくりに影響を与えるという密接な関係にある。したがって、陸上の植物群落と同様に、沿岸域の一次生産を担う海藻群落は、その機能を最大限に発揮できる構造のもとで存在している。しかし、大型海藻群落におけるこのような構造と機能に関する研究は、海中での作業を多く伴い、また調査や測定における技術的な障害により、陸上植物群落に比べかなり遅れているのが現状である。褐藻綱コンブ科の海中林を形成するアラメあるいはカ

ジメなどの群落を対象として、群落構造に関する研究（岩橋 1971, 高間 1979, 林田 1986, 前川・喜田 1987, 谷口 1990a, b）や生産力に関する研究（吉田 1970, Kirkman 1984, Larkun 1986, Yokohama *et al.* 1987）が報告されているものの、生産生態学的な観点から群落の構造と機能との関係を解明するまでには至っていない。さらに、これらに比べ、ガラモ場を形成するホンダワラ類を対象とした生産生態に関する研究はかなり少なく、ヤツタモク（谷口・山田 1978）、ノコギリモク（谷口・山田 1978, Murase *et al.* 2000）およびアカモク（谷口・山田 1988）の各群落で生産構造の変化から生産量を求めているに過ぎない。これらの研究はすべて直接的な生長測定あるいは刈り取りなどによる実測に基づくものである。これに対し、コンピューターなどを用いて行うシミュレーションは群落構造の変化や生産力を推定するために有効な手段のひとつとして考えられるにもかかわらず、海藻群落において有効な数学モデルはいまだ確立されていない。わずかに大山（1998）およびHonda（1999）がカジメ群落の数学モデルから生産力の推定を試みているに過ぎない。

本研究では、ノコギリモク群落の構造と機能との関係に着目し、生産生態学的な観点から、群落が長期にわたり安定的に維持される機構を明らかにするとともに、生産力を推定することを目的として調査および研究を実施した。まず、第1章では、天然群落での観察と屋内での培養実験により、個体レベルでの解析として生長測定や成熟に関して精査した。第2章では、個体群レベルでの解析として現存量、個体密度、年齢構造、生産構造および分散構造を季節的あるいは経年的に把握した。これを基に群落の構造と更新過程を明らかにすることを試みた。第3章では、群落の更新過程を規制する最大の要因として光に着目し、次世代を担う重要な構成要員である幼体について、光合成測定から求めた日補償点と実際に生育する光環境とを比較した。さらに、生産構造の月別変化から年間純生産量および日純生産量を実測するとともに、葉の光合成活性と日射量の日変化、海中および群落内の光環境などを考慮した数学モデルを作成し、生産力の推定を試みた。

## 第1章 生長と成熟

### 緒言

植物群落は、群落を構成する個体の発生、生育、成熟などの生長様式が多様に組み合わせられ、時間的経過を伴いながら変化する。したがって、植物群落を解析するには、個体の時間的経過である生長過程に関する法則性に基づいて調査研究を実施する必要がある（小川 1980）。

本研究で材料として用いたノコギリモクは多年生で、浅海沿岸域に大規模な群落を形成する。しかし、その生活史については、他の多年生ホンダワラ属植物を参考に論じられているのみであり、天然群落において幼胚から肉眼視できる幼体までの期間、幼体から成熟可能な大型藻体に生長するまでの期間および寿命など、不明な部分が多く残されている。個体の生長や成熟に関する基礎的な知見は、個体により構成される個体群、すなわち群落の構造を解析する上で必要となる。多年生のホンダワラ属植物では、越年する茎あるいは付着器からの主枝の萌出、伸長および脱落を規則的に繰り返すことが知られている（Umezaki 1974, 1983, 1986, Prince and O'neal 1979, Ang 1984, 1985, Nanba and Okuda 1993, Murase and Kito 1998）。このことは、多年生のホンダワラ属植物の群落が長年にわたり安定して維持するための有利な生態的特性と考えられる。

本章では、多年生の大型褐藻であるノコギリモクを対象に、群落を構成する個体について生長様式の特徴を把握することを目的としている。特に、幼胚から肉眼視できる発芽体まで、発芽体から天然群落内で容易に識別することができる幼体まで、幼体から小型藻体を経て成熟可能な大型藻体に至るまでの生育段階ごとに、観察と生長の計測を実施する。天然群落においては、方形枠による採集および永久方形枠内の個体識別により、群落の主要構成群である大型藻体の生長と成熟の季節変化、個体識別された藻体の季節および経年変化を把握する。また、室内での培養実験により、天然群落では観察がほとんど不可能である幼胚から発

芽体までの生長について把握するとともに、温度と光強度の影響について検討する。さらに、発芽体を屋内の大型水槽と海域へ移植し、その後の藻体の追跡観察や計測から、発芽体から幼体を経て成熟可能な大型藻体に至るまでの期間や生長様式について明らかにしていく。

## 材料と方法

### 1. 調査および採集地点

本研究における調査および採集海域をFig. 6に示す。山口県日置町黄波戸に接する深川湾の水深8mの比較的平坦な岩盤上に調査研究地点を設置した。調査地点周辺では、岸に平行して長さ約50m、幅約20mの範囲でノコギリモクが密に生育している (Fig. 7)。深川湾は対馬暖流の流れる日本海に面し、湾口が北北西の方向に開いている。そのため、うねりが湾の奥にまで入り込むことがあり、特に冬季にはうねりが高く、その頻度が高い。

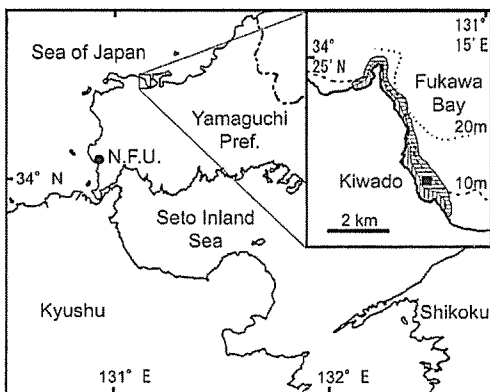


Fig. 6. Map showing the location of the present study area. ■, sampling and studying site of the *Sargassum macrocarpum* population in Fukawa Bay, Yamaguchi Prefecture, facing the Sea of Japan. ●, station for measuring solar light intensity; N. F. U., National Fisheries University; ▨, *Sargassum* bed from 5 to 10 m of depth; ▩, *Eisenia bicyclis* marin forest from 0 to 5 m of depth.

この海域で生育する主要な海藻としては、水深5m以浅の浅所ではアラメ、ワカメ、アカモクなど、それ以深の深所ではノコギリモク、ヤナギモク、ヤツマタモク、クロメ、ハイミルなどが繁茂する (角田・水津1994)。水深0から5mの範囲では特にアラメ海中林が、水深5から10mの範囲では特にノコギリモクで構成されるガラモ場を中心とした海藻群落が形成されている (Fig. 6)。ノコギリモク群落内には大型海藻としてヤツマタモク、ホンダワラ、ヤナギモク、クロメが生育するが、それらは1㎡あたり数個体が混生する程度で、群落としてはノコギリモクのほぼ純群落である。

### 2. 生長の測定

#### 2.1 方形枠による藻体採集

ノコギリモク藻体の生長測定と成熟の観察を行なうために、1993年6月から1994年7月まで毎月1回、方形枠による藻体の採集をSCUBA潜水により実施した。採集にあたっては、50cm×50cmの方形枠を2ヶ所、ノコギリモク群落内に設置し、枠内に生育する海藻をすべて刈り取った。ノコギリモク藻体については附着器下部から丁寧に採集した。

採集した藻体を水産大学の田名臨海実験実習場あるいは水産植物学研究室に運び、計測するまでの1晩、流水水中で保存した。ノコギリモクの大型藻体では附着器および茎が越年し、主枝が約1年で萌出し伸長した後、脱落する (谷口・山田1978, Yoshida 1983, Murase and Kito 1998)。そのため、成熟期の春から夏にかけての大型藻体には、前年に萌出し伸長した生殖器床を形成する長い主枝と、未成熟の短い主枝が混在する。本研究では、調査を開始した1993年6月の時点で採集された大型藻体について、生殖器床を形成した長い主枝を「'92年主枝」および未成熟で気胞が認められない5~20cmの長さの若い主枝を「'93年主枝」として2つに区分して以下の測定を行なった。採集された藻体は1個体ずつ主枝数を数え、附着器の下部から最も長い主枝の先端までの長さ (全長total length)、



Fig. 7. A *Sargassum macrocarpum* population at the depth of 8 m off Kiwado, Yamaguchi Prefecture.

茎部の高さ（茎長stem length）、付着器直上で茎の最下部における直径（茎径stem diameter）および付着器の高さ（height of holdfast）を測定した（Fig. 8）。なお、茎径については、茎の断面が楕円の場合には長径と短径を計測し、その平均値として求めた。また、付着器については、上部から下部にかけて厚さ0.5 mm程度の切片を作成し、その付着器縦断面に認めら

れる暗帯を数え、生長輪数とした（Fig. 9）。乾重量は淡水で洗浄したサンプルを80℃で12時間送風乾燥し、秤量して求めた。

## 2.2 永久方形枠による個体識別

永久方形枠を設置し、枠内の個体識別を長期間にわ



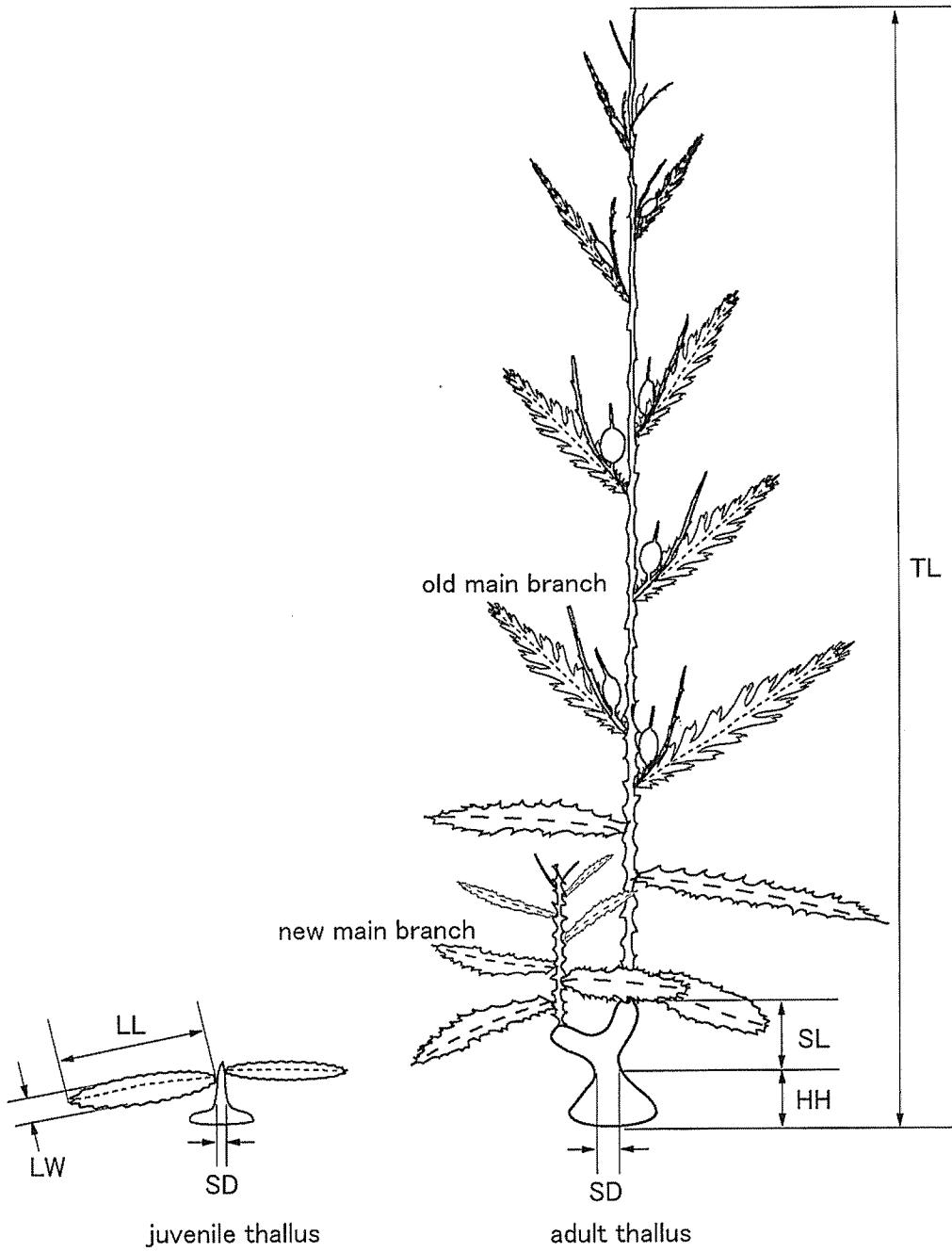


Fig. 8. Schematic diagrammatic illustration of juvenile and adult *Sargassum macrocarpum* showing measuring portions of the thallus. LL, the maximum leaf length ; LW, the maximum leaf width ; SD, stem diameter ; SL, stem length ; TL, total length ; HH, height of holdfast.

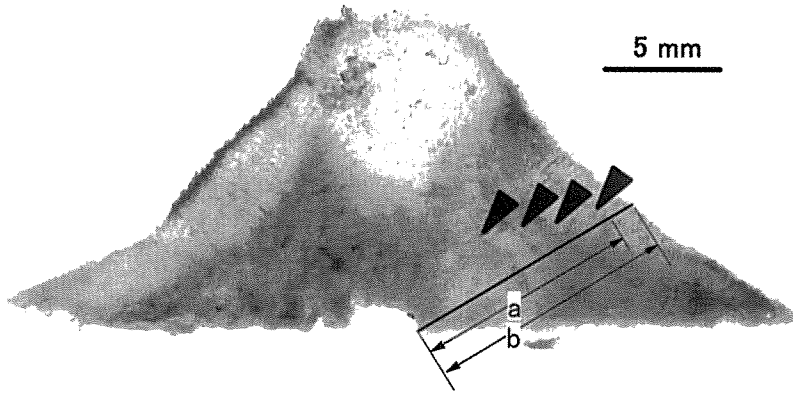


Fig. 9. Growth rings (▶) found in the holdfast of *Sargassum macrocarpum*. a, a length from the center of the base to the outermost growth ring; b, a length from the center of the base to the surface of holdfast.

たり行なうことにより、個体の生長様式や群落の動態に関しての多くの知見を得ることができる。しかし、藻体に直接標識して個体識別する場合、その後の生長などに影響を与えることが考えられる。本研究では、ノコギリモク群落内に1 m×1 mの方形枠を設置し、それを永久方形枠とした。この方形枠は、実際には四隅にハーケンを打ち込んだものであるが、観察時には1 m×1 mの塩ビ管で作成した方形枠を置いて、ゴム紐により枠内を20 cm間隔で仕切り25個の小区画を設けた。この枠内のすべての藻体について着生位置を水中ノートで記録することで、個体識別を行なった。1993年6月から2～3ヶ月間隔で実施した調査では、個体識別をした藻体の全長と茎径を測定するとともに、成熟の有無を記録した。また、ノコギリモクとして識別できるまでに生長した幼体についても着生位置を記録し、生長の測定を行なった。

### 2.3 室内培養

ノコギリモクが幼胚から肉眼視できる発芽体に至るまでの初期生長に及ぼす温度および光強度の影響を明らかにするために以下の手順で室内培養を実施した。1996年6月に調査地点に潜水し、生殖器床の表面に多数の幼胚を保有している藻体を母藻として採集した。

採集した母藻を海水が入ったクーラーボックスに入れ、直ちに水産大学校水産植物学研究室に持ち帰った。実験室では母藻を水槽に入れ、海水中で揺すり、水槽の底に沈着した幼胚を集めた。集めた幼胚を滅菌海水で繰り返し洗浄し培養実験に用いた。培養開始時には、PESI (Tatewaki 1966) 培養液30 mlが満たされた蓋付きの小型シャーレ (内径55 mm, 高さ28 mm) 内に敷かれた1辺15 mmの3枚のスライドガラス上に幼胚を散布した。培養条件として温度5, 10, 15, 20, 25, 30および35°Cの7温度区、光強度0, 12.5, 25, 50および100  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ の5光強度区をそれぞれ組み合わせた35実験区を設けた。各実験区でのノコギリモク発芽体 (Fig. 5) の生長については、20個体ずつ初期葉 (primary leaf) の長さおよび仮根 (rhizoid) の長さを生物顕微鏡とマイクロメーターを用い5日間隔で測定した。

次に、発芽体から幼体あるいは幼体から成熟個体に至るまでの長期間にわたる培養を屋内の大型水槽を用いて実施した。1997年6月に採集した母藻から幼胚を採取した。幼胚を着生させる基質として十分にあく抜きしたコンクリート製のブロックを用いた。ろ過海水18 lが入った水槽に基質を入れ、その上から幼胚を散布した。それらを温度20°Cの恒温室内で光強度50  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ のもとで幼胚が基質へ着生し、肉眼で確認できる

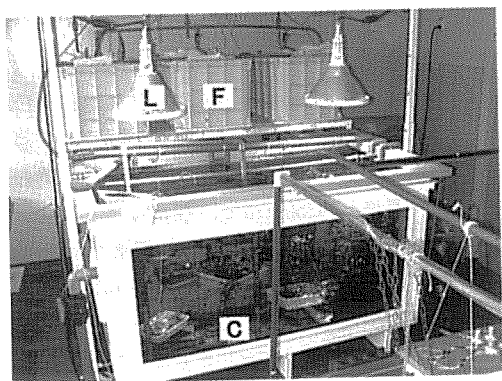


Fig. 10. Large tank culture system for growing *Sargassum macrocarpum*. L, metal halide lamp; F, filtration tank, C, culture tank.

大きさに生長するまでの約1ヶ月間、静置して培養した。その間、ろ過海水の交換を3日ごとに行った。屋内の大型水槽における生長の追跡観察は、静置培養後の基質上の発芽体を用いて1997年7月より開始した。基質上の発芽体を屋内に設置した容量2 tの大型水槽に移植し、海水を流しながら、光強度約 $30\sim 50 \mu E m^{-2} s^{-1}$ 、12時間明期、12時間暗期のもとで培養した (Fig. 10)。培養期間中、週に1回程度、基質と藻体上に付着する藻類や浮泥などを海水を流して取り除いた。屋内水槽での生長測定は、15~20個体について、最初の1年間は3ヶ月間隔で、幼体の葉数を数え、その中で最も大きいものを選び、その葉の長さ(最大葉長)および幅(最大葉幅)を計測し、それ以降は毎月1回、全長と茎径をノギスとメジャーで計測した (Fig. 8)。

#### 2. 4 海域移植

幼胚の採苗から約1ヶ月後の1997年7月に、葉長2~5 mmのノコギリモクが着生した基質を調査地点の岩盤上に水中ボンド(コニシ E380)で接着した (Fig. 11)。生長については、SCUBA潜水により、最初の1年間は3ヶ月ごとに葉長を、1年後からは2~3ヶ月ごとに全長と茎径をノギスやメジャーで計測した (Fig. 8)。

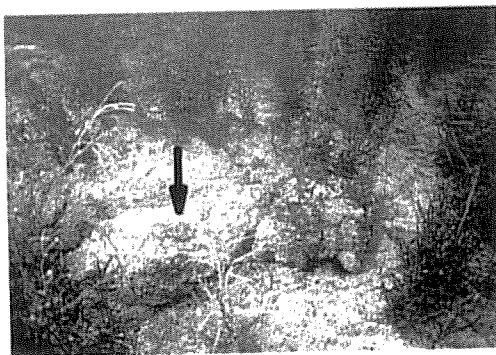


Fig. 11. Growing site of juvenile *Sargassum macrocarpum* transplanted from tank culture to the flat rock bed at the depth of 8 m off Kiwado, Yamaguchi Prefecture, in July 1997.

## 結果

### 1. 調査地点の概要

調査地点の表層および底層における水温の月別変化をFig. 12aに、標準比重的それをFig. 12bに示す。水温の測定および海水の採水は1993年6月から1999年5月まで毎月行なった。それぞれの値は6年間の平均値で表した。水温は、8月に表層で $26.8^{\circ}C$ 、底層で $25.7^{\circ}C$ の最高値を示し、その後、低下して2月には表層で $12.6^{\circ}C$ 、底層で $13.0^{\circ}C$ の最低値を示した。また、水温は4月から11月までは表層の方が底層よりも高く、12月から3月までは底層の方が表層よりも高くなる傾向を示した (Fig. 12a)。

採水した海水を研究室に持ち帰り、赤沼式比重計を用いて比重を測定し、 $15^{\circ}C$ の時の標準比重( $\sigma_{15}$ )を求めた。一般に、海水の比重については( $\sigma_{15}$ )の値から1を引き、それに1000を掛けた数値で表わすため、本文およびFig. 12bでも同様に扱う。標準比重は2月に表層および底層ともに26.2の最高値を示し、その後、低下して表層では梅雨にあたる7月に23.5、底層では9月に25.0の最低値を示した。また、標準比重は6月から9月までの間、底層の方が表層よりも高くなる傾向を示した (Fig. 12b)。標準比重は精度には問題があるものの塩分に換算することができる (日本海洋学

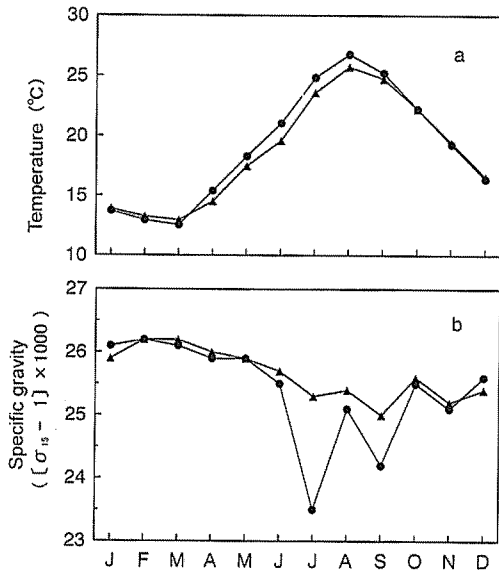


Fig. 12. Monthly changes of seawater temperature (a) and specific gravity (b) at the survey area in Fukawa Bay. ●, surface; ▲, bottom. Each datum was averaged for 6 years from 1993 to 1999.

会 1985, 中井 1990) ので, 標準比重の季節的な変動は塩分のそれと同様の傾向を示すと考えられる。

ノコギリモク群落が広がる底層では, 表層と比べて水温および標準比重とも季節変動が小さく, 比較的環境安定した環境である。

## 2. 生長

ノコギリモクの生長については, 幼胚から発芽体, 発芽体から幼体および幼体から成熟が可能な大型藻体に至るまでの生長段階ごとに分けて観察と生長測定を行なった。幼胚から発芽体までの生長については培養実験, 発芽体から幼体までの生長については屋内水槽での培養および海域への移植実験, 幼体から大型藻体に至るまでの生長については天然群落での標識個体の実測および方形枠による刈り取りにより以下の結果を得た。

### 2.1 幼胚から発芽体への生長

ノコギリモクの幼胚から発芽体への生長過程を Fig. 13 に示す。この生長過程は, 光強度  $50 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , 温度  $15^\circ\text{C}$  の条件下で培養したものである。培養開始時の幼胚は卵形で長径が約  $350 \mu\text{m}$  で, 仮根はみられなかった (Fig. 13a)。その後, 仮根と初期葉が形成され (Fig. 13b), 培養開始から 5 日目以降, 初期葉がやや平たくなりながら伸長した (Fig. 13c)。培養開始から 20 日目には初期葉の形態が平たく丸みを示すようになった (Fig. 13d)。

異なる温度および光強度における幼胚から発芽体に至るまでの初期葉長の平均値の経日変化を Fig. 14 に示す。培養開始時の幼胚は仮根がみられず, 長径の平均値が約  $350 \mu\text{m}$  であった。仮根を発達させた発芽体の初期葉は温度  $15^\circ\text{C} \sim 25^\circ\text{C}$  のもと光強度が高いほど良く伸長し, 20 日後には光強度  $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  の温度  $25^\circ\text{C}$  で葉長  $3.6 \text{mm}$  で最もよく生長し, 次いで  $20^\circ\text{C}$  で葉長  $2.6 \text{mm}$ ,  $15^\circ\text{C}$  で葉長  $2.4 \text{mm}$  であった。また, 光強度  $12.5 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  では, 20 日後の初期葉は, 温度  $20^\circ\text{C}$  で葉長  $1.4 \text{mm}$ , 温度  $15^\circ\text{C}$  で葉長  $1.2 \text{mm}$  および温度  $25^\circ\text{C}$  で葉長  $1.1 \text{mm}$  で, 温度の違いによる葉長の差がほとんど認められなかった。温度  $5^\circ\text{C}$  および  $35^\circ\text{C}$  ではすべての光強度で, また各温度とも光強度  $0 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  では 5 日目以降, 初期葉が伸長しなかった。

次に, 異なる温度および光強度における幼胚の仮根長の平均値の経日変化を Fig. 15 に示す。各実験区とも培養開始時の幼胚には仮根がみられなかったが, 2 日後には仮根を伸長させていた。温度  $10^\circ\text{C} \sim 25^\circ\text{C}$  のもと培養 5 日から 16 日後にかけては, いずれの光強度でも仮根は伸長し, 光強度と仮根長との間には明瞭な関係が認められなかった。20 日後には, 温度  $25^\circ\text{C}$ , 光強度  $100 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で仮根長  $740 \mu\text{m}$  と最もよく伸長した。しかし, 初期葉の伸長とは異なり, 仮根の伸長は温度  $5^\circ\text{C}$  および  $35^\circ\text{C}$  でも培養開始 5 日から 10 日後まで認められた。また, 各温度とも光強度  $0 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  においても培養開始 5 日から 16 日後まで仮根が伸長し, 低い温度ほど仮根の伸長期間が長くなる傾向を示した。

異なる温度および光強度における培養 5 日目の発芽

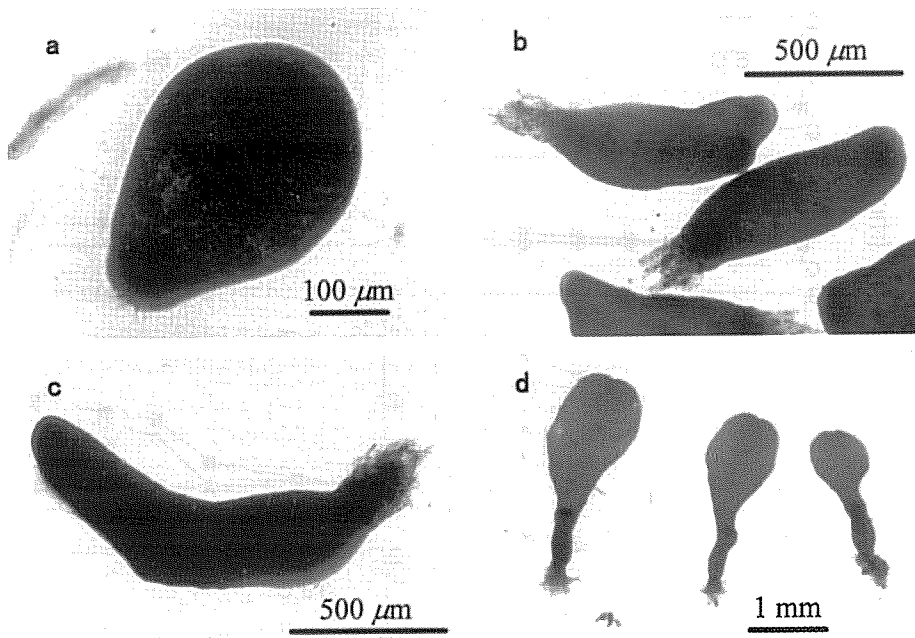


Fig. 13. Growth of *Sargassum macrocarpum* germlings under  $50\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  at  $15\text{ }^{\circ}\text{C}$  at the start (a), after 5 days (b), 10 days (c) and 20 days (d) of culture.

体の初期葉長と仮根長の平均値をFig. 16に示す。初期葉がよく伸長したのは、光強度50および $100\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では温度 $20^{\circ}\text{C}$ および $25^{\circ}\text{C}$ であったのに対し、光強度 $12.5$ および $25\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では温度 $15^{\circ}\text{C}$ および $20^{\circ}\text{C}$ であった。また、この傾向は仮根の伸長でも同様で、光強度50および $100\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では温度 $20^{\circ}\text{C}$ および $25^{\circ}\text{C}$ 、 $25\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では $15^{\circ}\text{C}\sim 25^{\circ}\text{C}$ 、0および $12.5\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では $15^{\circ}\text{C}$ および $20^{\circ}\text{C}$ でそれぞれよく伸長した。以上のことから、幼体の初期生長については、生長に最適な温度は $15^{\circ}\text{C}\sim 25^{\circ}\text{C}$ で、この温度範囲では強い光強度ほど生長の最適温度が高くなる傾向を示すとともに、光強度 $0\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ においても一週間程度生長することが認められた。

### 2.2.1 屋内水槽での幼体の生長

屋内の流水式大型水槽内における発芽体から幼体に至るまでのノコギリモクの生長過程をFig. 17a-cに示す。また、この間の全長と茎径の平均値をFig. 18に、

最大葉長、最大葉幅および葉数の平均値をFig. 19に示す。採苗から約3週間を経過した1997年7月に葉長 $2\sim 4\text{ mm}$ の肉眼で確認できる大きさにまで生長したノコギリモク発芽体 (Fig. 17a) を基質ごと屋内の流水水槽に投入し、生長実験を開始した。水槽内の水温の変動は、開始した7月に平均 $24.6^{\circ}\text{C}$ 、8月に最も高い $25.7^{\circ}\text{C}$ を示し、その後低下し、翌年の1月に $10.7^{\circ}\text{C}$ と最も低い値を示した。Fig. 18および、Fig. 19に示したように水温が低下した12月には、発芽体の茎はやや増大し茎径 $1.1\text{ mm}$ 、葉も展開を始め葉長 $2.7\text{ cm}$ 、葉幅 $0.9\text{ mm}$ 、葉数 $5.2$ 枚であった (Fig. 17b) が、主枝はほとんど伸長せず全長 $0.5\text{ cm}$ であった。その後も主枝はほとんど伸長しないものの、葉が展開し、約1年後の1998年7月には全長 $7.0\text{ cm}$ 、茎径 $1.9\text{ mm}$  (Fig. 18)、葉長 $6.9\text{ cm}$ 、葉幅 $1.6\text{ cm}$ 、葉数 $9.5$ 枚 (Fig. 19) であった (Fig. 17c)。その後、主枝はようやく伸長し始め、全長と茎径がやや増加したが、葉長と葉幅はほとんど伸長せず、葉数も低下した。

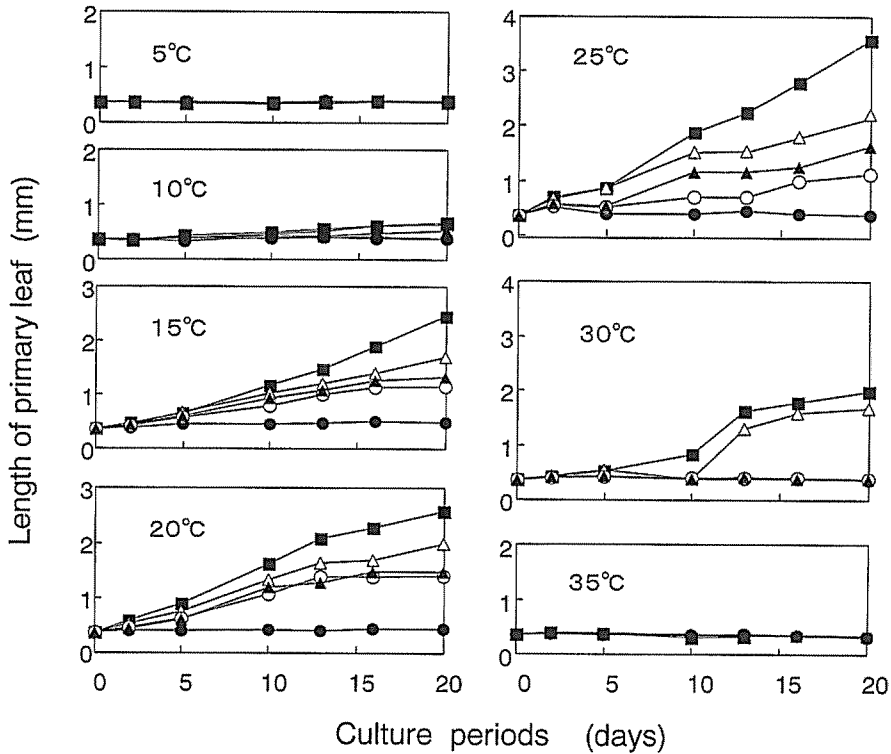


Fig. 14. Length of primary leaf of *Sargassum macrocarpum* germlings in culture at different temperatures and light intensities. Each datum was averaged for 20 individuals. Symbols ●, ○, ▲, △, and ■ denoted light intensity 0, 12.5, 25, 50, and  $100 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectively.

### 2.2.2 海域へ移植した幼体の生長

海域へ移植した後の発芽体から幼体に至るまでのノコギリモクの生長過程をFig. 20に示す。また、全長、茎径および最大葉長の平均値をFig. 21に示す。1997年7月に葉長2~4 mmの肉眼視できるノコギリモク発芽体 (Fig. 17a) を基質ごと海域へ移植した (Fig. 20a)。海域でのノコギリモクは生長が非常に遅く、移植して1年経過した1998年8月でも全長は1.1cm、茎径は1.7mm、葉長は4.1cmであった (Fig. 20b, Fig. 21)。その後ほとんど伸長しなかったが、茎は増大し、12月に全長は6.6cm、茎径は2.6mmであった (Fig. 20c, Fig. 21)。移植後1年10ヶ月後の1999年5月には全長は7.5cm、茎径は2.7mmで、ほとんど生

長しなかったが、その後水温が低下し始めた10月には全長は15.0cm、茎径は3.0mmで、小型藻体へと生長した (Fig. 21)。

### 2.3.1 屋内水槽での幼体から大型藻体への生長

屋内の流水式大型水槽内における幼体から成熟する大型藻体に至るまでのノコギリモクの生長過程をFig. 17d-eに示す。また、この間の全長と茎径の平均値をFig. 18に示す。採苗から約一年半後の1998年12月には全長が16.7cm、茎径が2.4mmにまで伸長した (Fig. 17d, Fig. 18)。この間、9月に気胞が形成された藻体が認められた。その後も主枝が伸長するとと

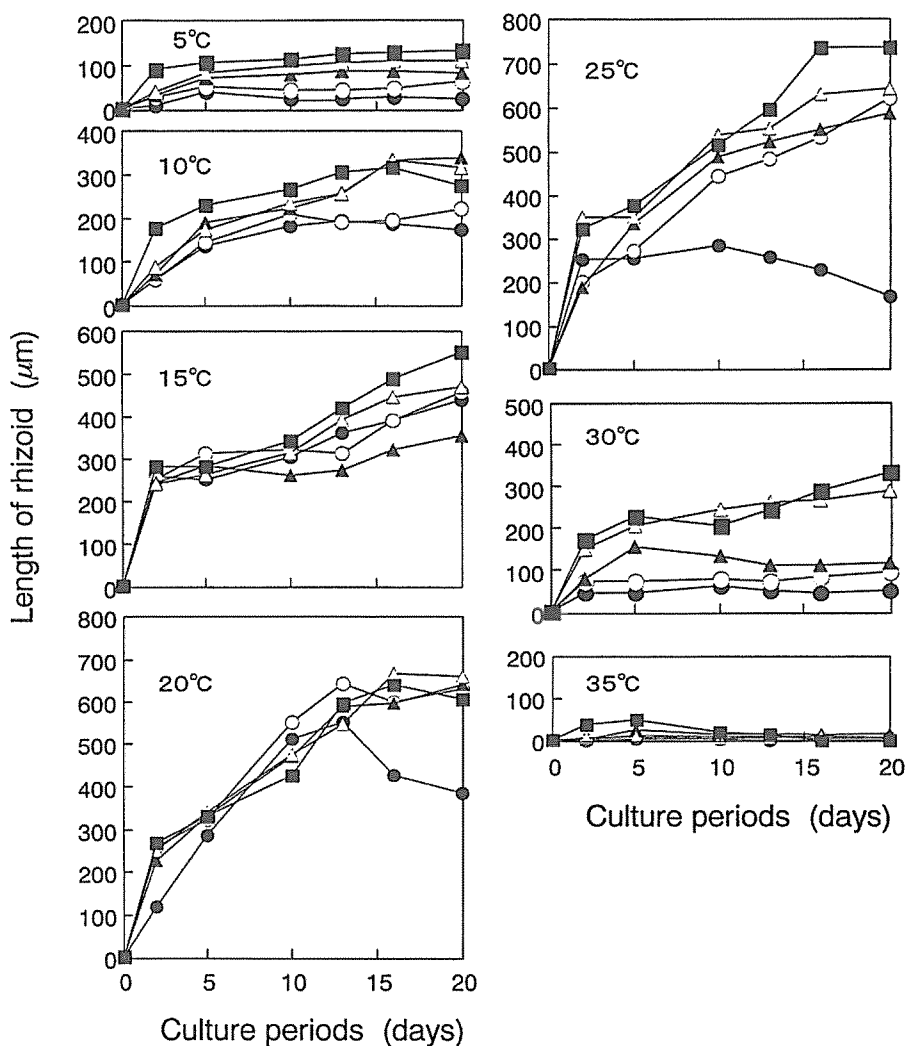


Fig. 15. Length of rhizoid of *Sargassum macrocarpum* germlings in culture at different temperatures and light intensities. Each datum was averaged for 20 individuals. Symbols ●, ○, ▲, △, and ■ denoted light intensity 0, 12.5, 25, 50, and 100  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectively.

もに茎が増大し、採苗から約2年経過した1999年7月には全長が26.4cm、茎径が3.3mmで、この中でも全長50cmおよび30cmに伸長した2個体の大型藻体で生殖器床の形成が認められた (Fig. 17e, Fig. 18)。9月には茎から主枝が新生し、全長は35.7cmまで伸長し、茎径は3.3mmであった (Fig. 18)。

### 2.3.2 群落内での個体識別された藻体の生長

ノコギリモク群落内において個体識別された藻体の全長および茎径の1993年から1998年までの季節変化を Fig. 22に示す。追跡観察を開始した1993年6月に生育していた全長100~170cmの大型藻体 (個体番号1, 2) は、その後の5年間にわたり、秋から春にかけて

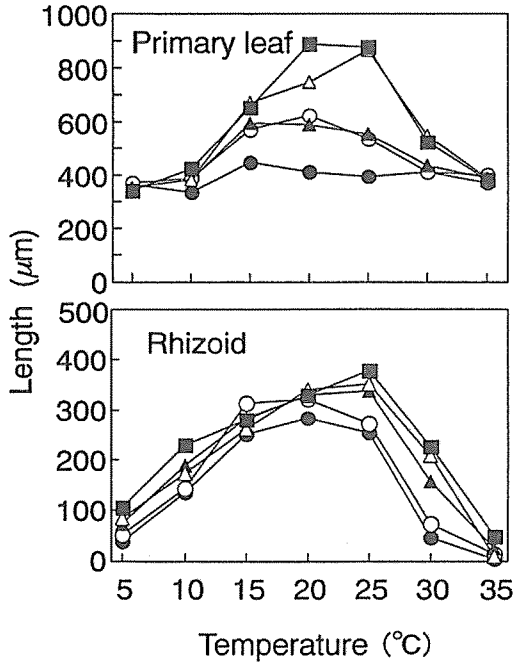


Fig. 16. Length of primary leaf and rhizoid of *Sargassum macrocarpum* germlings at different temperatures and light intensities for 5 days in culture. Each datum was averaged for 20 individuals. Symbols ●, ○, ▲, △, and ■ denoted light intensity 0, 12.5, 25, 50, and 100  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ , respectively.

の主枝の伸長と夏から秋にかけての主枝の急激な枯死脱落を繰り返す季節変化が観察された。また、全長が2~5 cmの幼体(個体番号3~7)は、観察開始から1年間はほとんど主枝は伸長しなかった。2年目以降、主枝が急激に伸長し、大型藻体へと生長し、顕著な季節変化が観察された。大型藻体の全長は3月から6月にかけて最大となり、年によりやや異なるものの150~270 cmに伸長した(Fig. 22a)。一方、茎径は、主枝と同様に秋から春にかけて肥大し、夏にはほとんど肥大しない季節変化がみられた。しかし、全長の季節変化ほど顕著でなく、ほぼ直線的に茎は肥大し増加し続けた(Fig. 22b)。

#### 2.4.1 大型藻体の生長

方形枠を用いて刈り取った藻体のうち、付着器の縦断面にみられる生長輪が3輪以上の大型藻体について、1個体あたりの平均の主枝長、付着器を除く乾重量および主枝数の月別変化をFig. 23に示す。1993年6月の大型藻体は、前年度より伸長し生殖器床上に卵および幼胚を付けた'92年主枝と新たに伸長を始めた未成熟の'93年主枝を有していた。この時には'92年主枝部分の長さが158 cm、乾重量が25 g、'93年主枝部分の長さが17.5 cm、乾重量が5.3 gであった。その後、'92年主枝部分は9月までにすべて流失したが、'93年主枝部分は伸長するとともに、乾重量が増加した。1994年3月には全長が196.5 cmと最大値を示し、生殖器床の形成が観察された。3月から5月にかけては、全長が170 cmから190 cmでほとんど変化しなかったが、乾重量が徐々に増加した。5月には乾重量が44.8 gで最大値を示した。6月には卵および幼胚が生殖器床より放出された。その後、'93年主枝部分は枯死脱落するとともに、茎部には主枝の新生が認められた。

主枝数は'92年主枝の成熟後の枯死脱落に伴い、9月に7.9本と減少した。その後、12月までは新生する'93年主枝によりやや増加した。12月から翌年7月までは合計の主枝数は10~12本とほとんど一定で、季節に伴う著しい変化はみられなかった(Fig. 23c)。

#### 3. 成熟

方形枠により採集した藻体の付着器縦断面にみられる生長輪数と生殖器床の形成との関係をTable 1に示す。この調査では、付着器に0輪から9輪までの生長輪数を有する藻体が認められた。1993年6月には生殖器床上で卵および幼胚を付けた雌性藻体が多数観察され、生長輪数が2輪以上の藻体でのみ生殖器床の形成が認められた。特に、生長輪数が3輪以上の藻体では生殖器床の形成率が90.9~100%と高い値を示した。その後、8月から1994年2月までの期間には生殖器床を有する藻体が観察されなかった。3月には生長輪が4輪以上の藻体で生殖器床の形成が認められ、その後、



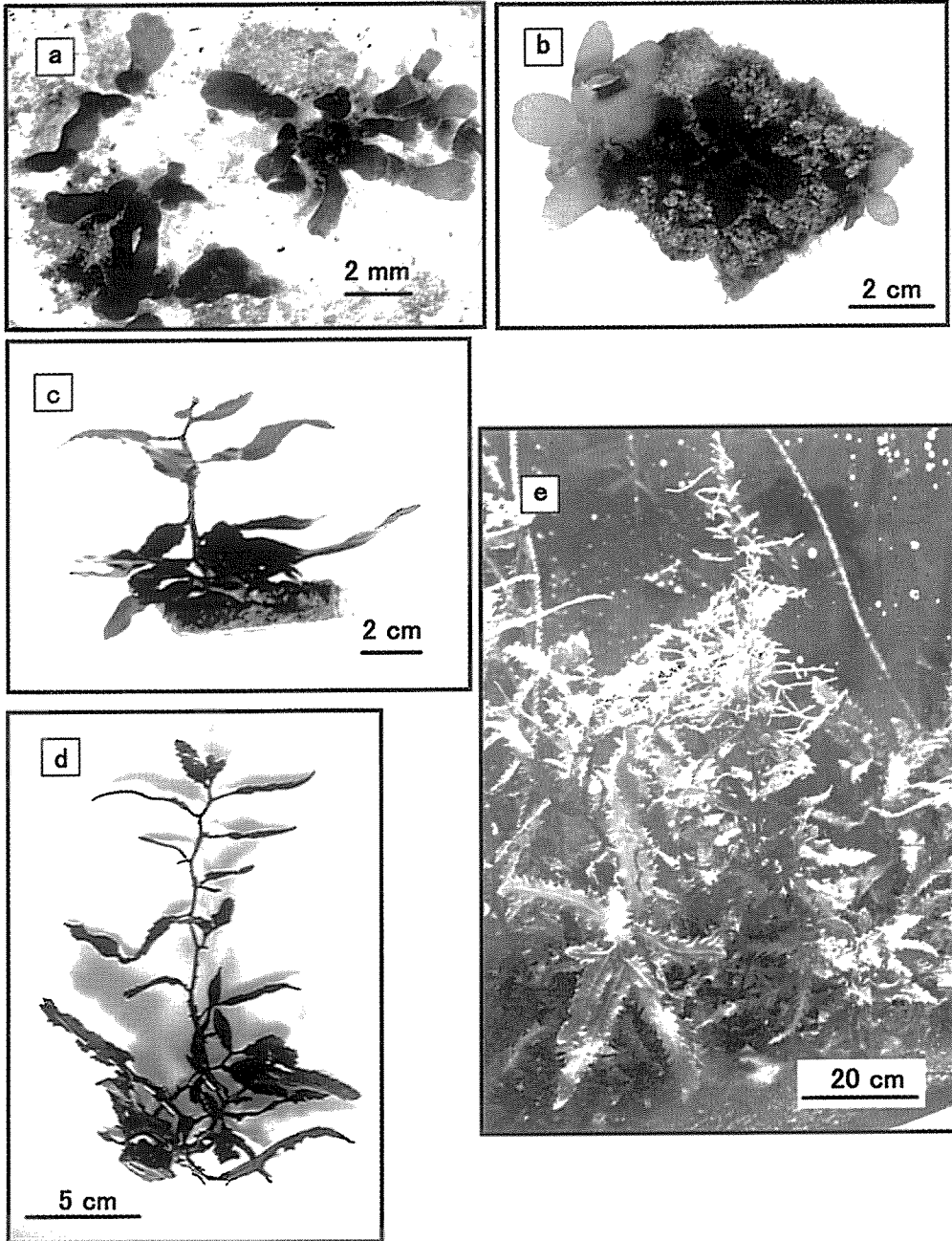


Fig. 17. Growth of *Sargassum macrocarpum* germlings in the tank culture at the start of culture in July (a), December 1997 (b), July (c), December 1998 (d) and July 1999 (e).

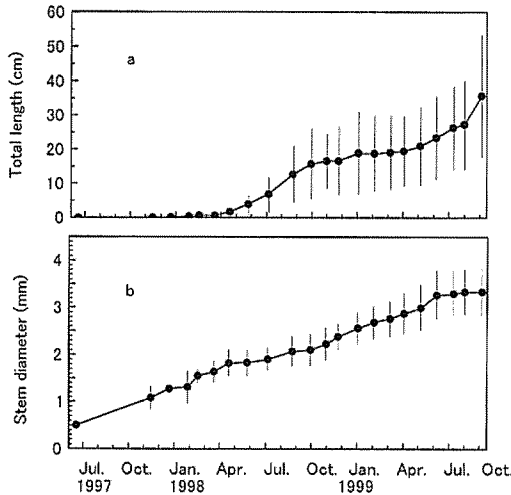


Fig. 18. Seasonal changes of total length (a) and stem diameter (b) of *Sargassum macrocarpum* in the tank culture system. Vertical bars indicate S. D.

生長輪の数が多い藻体ほど生殖器床の形成率が高い傾向を示した。6月には生長輪が3輪以上の藻体で生殖器床の形成率が50~100%と高く、前年同様に卵および幼胚の形成が認められた。

生殖器床を形成している成熟藻体の全長、乾重量および茎径の月別変化をFig. 24に示す。それぞれの値は、平均値と最大値および最高値の範囲を示す。1993年6月には生殖器床を形成した藻体の全長が141.6cm(平均値)で、77.4~214.8cm(最小値~最大値)の範囲にあり、乾重量が26.1g(4.0~72.1g)、茎径が6.8mm(3.6~13.9mm)であった。7月の生殖器床を有する藻体のサイズは6月とほとんど変わらなかった。8月から翌年の2月までは生殖器床を形成した藻体は認められなかった。3月には生殖器床を有する藻体が再び観察され、その藻体の全長が160.1cm(89.6~219.4cm)、乾重量が40.1g(13.9~58.5g)、茎径が8.3mm(5.6~10.6mm)であった。6月には雌性藻体で卵や幼胚が観察され、この時の生殖器床を形成した藻体は、全長が190.7cm(186.2~210.3cm)、乾重量が41.7g(22.1~62.4g)、茎径が9.4mm(7.1~12.1mm)で、前年の成熟藻体とほぼ同じ値を示した。

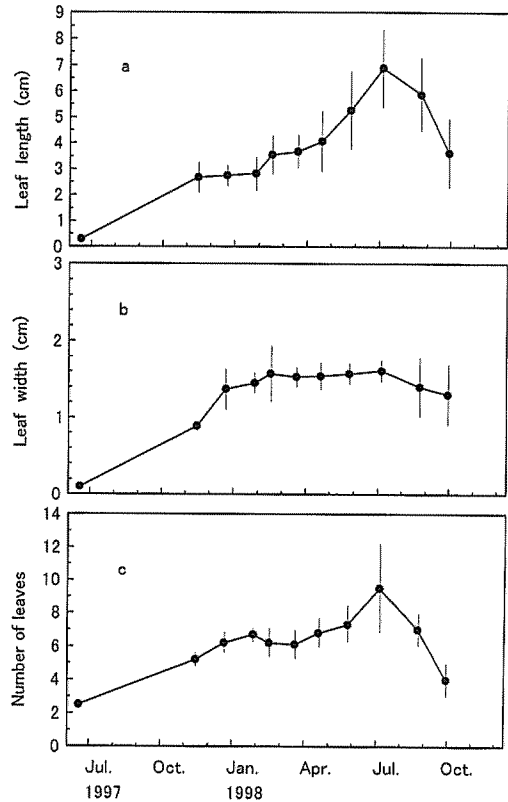


Fig. 19. Seasonal changes of the maximum leaf length (a) and leaf width (b), and number of leaves (c) of *Sargassum macrocarpum* in the tank culture. Vertical bars indicate S. D.

以上のことから、ノコギリモクの生殖器床の形成は3月から6月までの間で認められ、雌性藻体で卵や幼胚がみられる6月が成熟盛期とみなすことができた。また、生殖器床の形成は、付着器の生長輪数が2輪以上で、特に3輪以上の全長約100cm、乾重量約10g(湿重量約55g)および茎径3.5mm以上のほとんどの大型藻体で認められた。

## 考 察

本章では、長年にわたり安定的に維持されているノコギリモク群落を対象として、群落を構成する藻体に

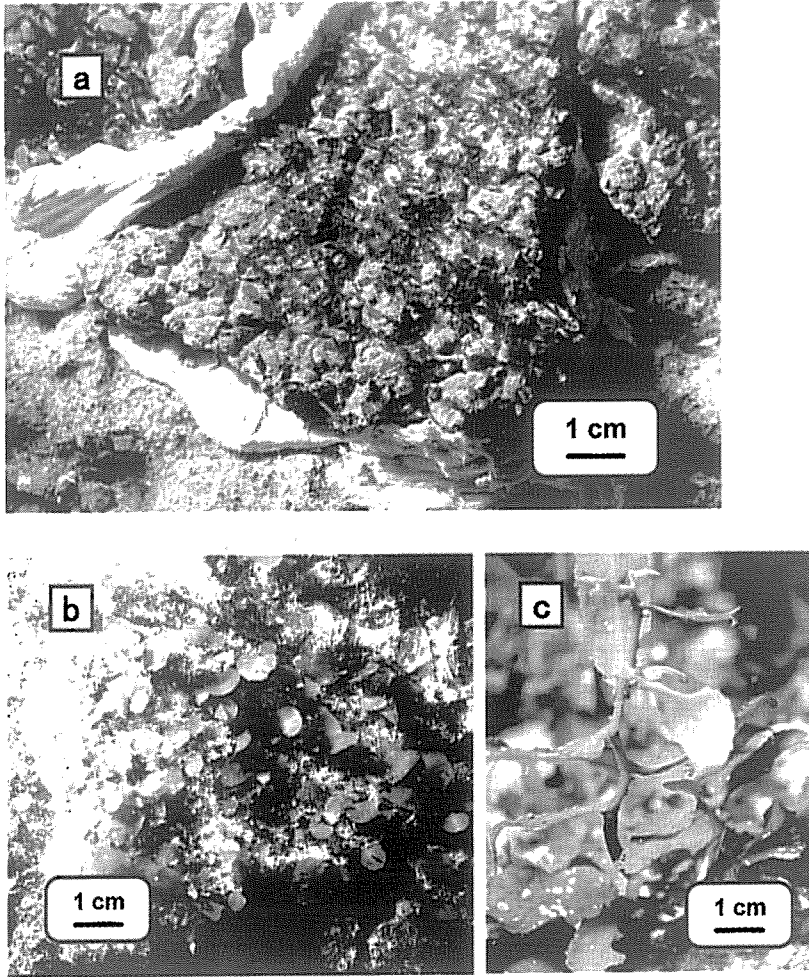


Fig. 20. Growth of *Sargassum macrocarpum* transplanted from tank culture to the flat rock at the depth of 8 m off Kiwado, Yamaguchi Prefecture, in July 1997 (a), November 1997 (b) and December 1998 (c).

ついて生長様式を明らかにすることを目的とした。天然群落からの採集藻体，個体識別，藻体移植および室内での培養実験により，幼胚から肉眼視できる発芽体まで，発芽体から天然群落で容易に識別できる幼体まで，幼体から成熟可能な大型藻体に至るまでの，各生育段階に分け，藻体の継続的な観察と測定を実施した。ノコギリモクの幼胚から肉眼視できる発芽体までの初期生長については，培養により確かめることができた。初期葉は，高い光強度（50，100  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）のも

とでは比較的高い温度（20°C，25°C）で良く生長したのに対し，低い光強度（12.5，25  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ）のもとでは比較的低い温度（15°C，20°C）で良く生長した。また，仮根についても同様の傾向がみられ，光強度が50および100  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では温度20°Cおよび25°C，25  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では15°C～25°C，0および12.5  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ では15°Cおよび20°Cでそれぞれ良く生長した。したがって，ノコギリモクの初期発生に及ぼす光強度と温度の影響については，強い光強度ほど生長に最適な温度域が上昇

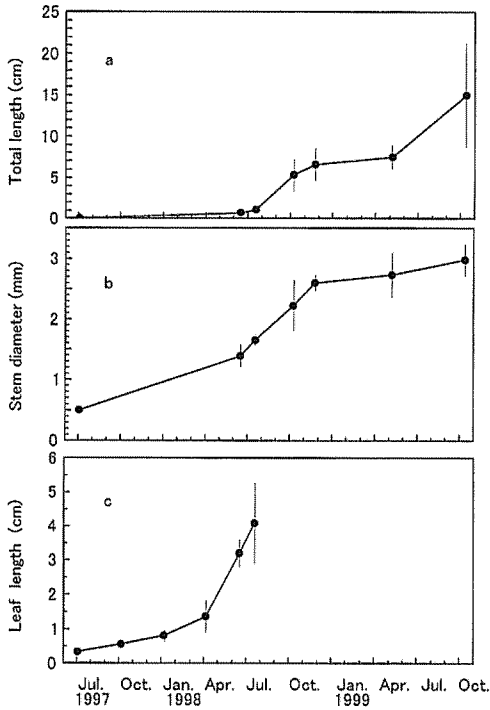


Fig. 21. Seasonal changes of total length (a), stem diameter (b) and the maximum leaf length (c) of *Sargassum macrocarpum* transplanted from tank culture to the depth of 8 m off Kiwado, Yamaguchi Prefecture. Vertical bars indicate S. D.

することが考えられる。このような関係は、広島県大野瀬戸のノコギリモクでも報告されている（吉田ら 1997）。本研究におけるノコギリモクの成熟盛期は、雌性藻体の生殖器床表面に着生する卵や幼胚が観察される6月である。この時期の群落の景観としては、大型藻体により林冠が形成され、群落高も約2 mあり、そのため、群落床部の光強度はかなり低いことが考えられる。幼胚の仮根は培養実験により暗黒下でも1週間程度は伸長することが確かめられた。このことは、幼胚が生殖器床から離れ、かなり暗い光環境である群落床部においても着生可能であることを示し、これはノコギリモク幼胚にとって有利な生態特性であると考えられる。また、卵や幼胚を放出した後の主枝は直ちに枯死流失するため、7月以降、群落床部の光強度は

高まる。その後、新生した主枝が伸長を始める9月までは、高い光強度と高い温度の状態が続く。このような天然群落内での光強度や温度は、培養実験により明らかにした初期生長の最適条件とよく一致する。このノコギリモクの発生初期の藻体は、天然環境下での光と温度の変化にうまく適応して生き残り、群落の後継群である幼体へと生長するための生態特性を示していると考えられる。このように、群落床部の光環境は、発芽体から幼体への生長に大きく関与していることが示唆される。なお、群落内での幼体の生長や生き残りについては第2章で、群落床部の光環境については第3章で詳しく論ずる。

ノコギリモクの発芽体から大型藻体までの生長と成熟については、屋内水槽、海域への移植および天然群落に設置した永久方形枠内での追跡観察により確認することができた。肉眼視できる発芽体から幼体までの生長は極めて遅く、約1年半後でも全長約7~16cm、茎径約2.5mm程度にしか生長しないことを、本研究で初めて明らかにした。この時点での屋内水槽での培養藻体と海域移植藻体とを比較してみると、移植藻体の全長は屋内水槽での培養個体の約1/2であった。これは、海域での移植した場所の光強度が屋内水槽のその約1/6と低かったためと考えられる。しかし、移植藻体の茎径の大きさは培養藻体のそれとほぼ同じであることから、ノコギリモク幼体は光強度が低い群落床部でも、越年部分である付着器や茎を発達させることが明らかになった。このことは、波浪などによる幼体の流失を防ぐとともに、大型藻体が流失し、群落床部の光強度が高まった場合には、幼体の主枝が伸長を始めることができることを示唆している。したがって、幼体は次世代を担う群落後継群として、群落の維持や更新の重要な構成要員であると考えられる。

室内水槽でのノコギリモク幼体は、採苗から1年を経過した水温が低下する時期に急速に伸長を始めるとともに、主枝数を増やし、小型個体へと生長した。その後、約2年後の7月には、最もよく生長した藻体の中の2個体で生殖器床の形成が認められた。したがって、生育条件に適した屋内水槽では、ノコギリモクは約2年で成熟することが明らかになった。しかし、同

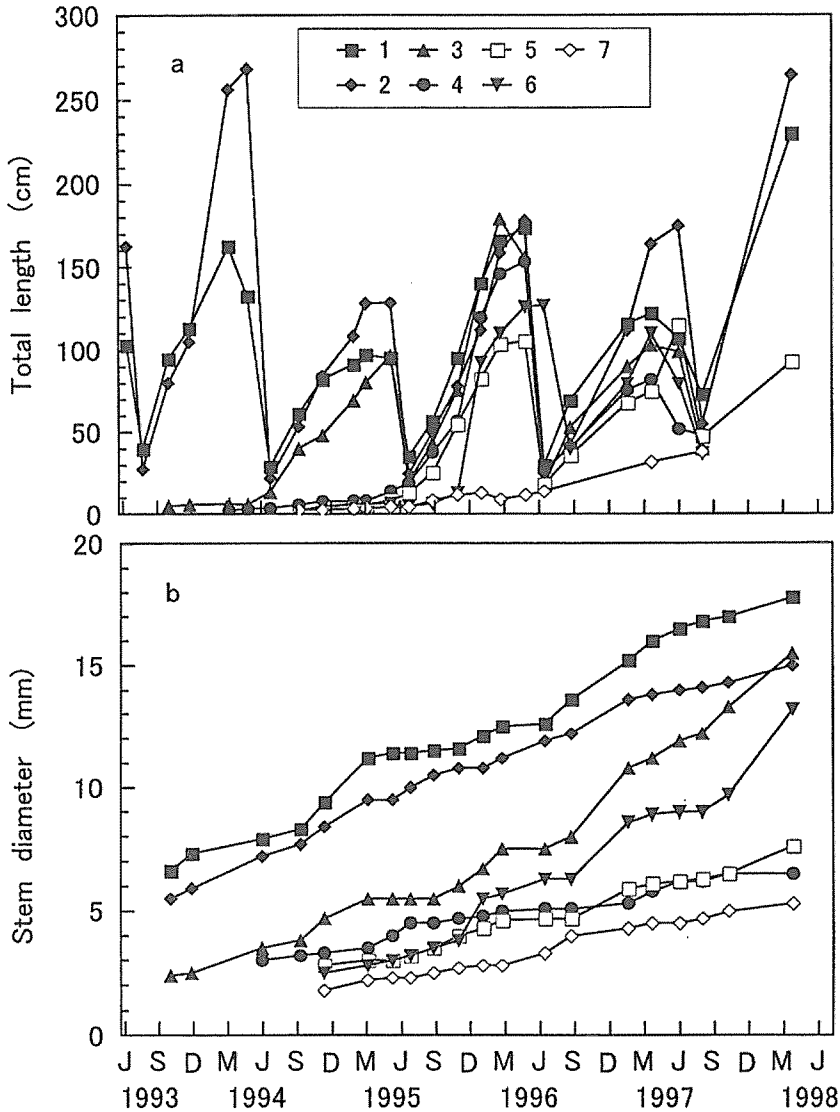


Fig. 22. Seasonal changes in total length (a) and stem diameter (b) of seven tagged thalli in permanent quadrat of the *Sargassum macrocarpum* population. 1-7, sample number of tagging.

じ水槽内でも2年経過しても生長にかなりの差が認められ、海域へ移植した藻体においても成熟には至っていないことから、天然のノコギリモク群落内で成熟に達するまでの期間としては2年以上を必要とするものと考えられる。

このように、本研究ではノコギリモクについて生殖細胞である幼胚から、肉眼視できる幼体を経て、成熟可能な大型藻体に至るまでの生長の変化とその経過期間を培養、移植、天然群落での観察から明らかにすることができた。このような研究は、これまで多年生ホ

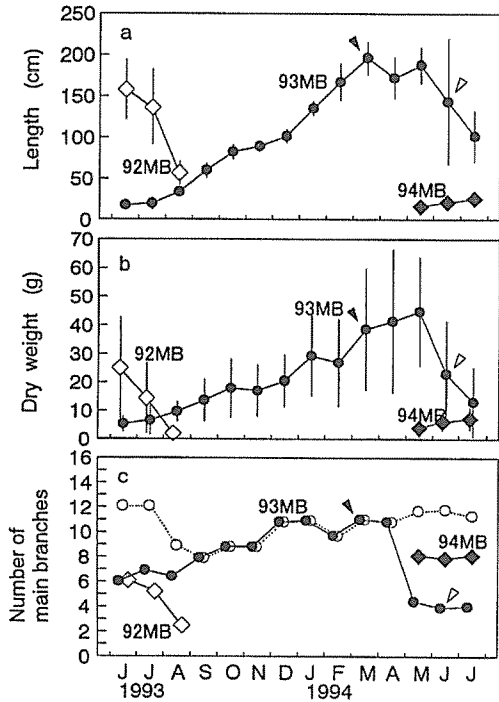


Fig. 23. Monthly changes in length (a), dry weight (b) and number of main branches (c) per adult *Sargassum macrocarpum*. ● and 93MB, main branches sprouted in 1993; ◇ and 92MB, old branches sprouted in 1992; ◆ and 94MB, new branches sprouted in 1994; ○, total number of main branches; ▲, first observation of receptacles; ▽, release of eggs. Vertical bars indicate S.D.

ンダワラ類では報告がなく、本種の生活史や群落更新を明確にする上で生物学および生態学的に貴重な情報を提供するものである。また、藻場造成においては、本種の種苗生産を実施するための条件や管理方法などに関する基礎的な情報を提供することができる。

ノコギリモクの大型藻体の生長については、刈り取り藻体と個体識別された藻体の主枝の季節変化を数年にわたり、継続的に測定することにより、明らかにすることができた。6月に新生した主枝は最低水温を示す翌年2月までの水温低下時期に伸長が著しく、それに伴い葉と主枝部分の重量が増加した。3月には全長が最大値を示し、生殖器床の形成が始まった。その後、

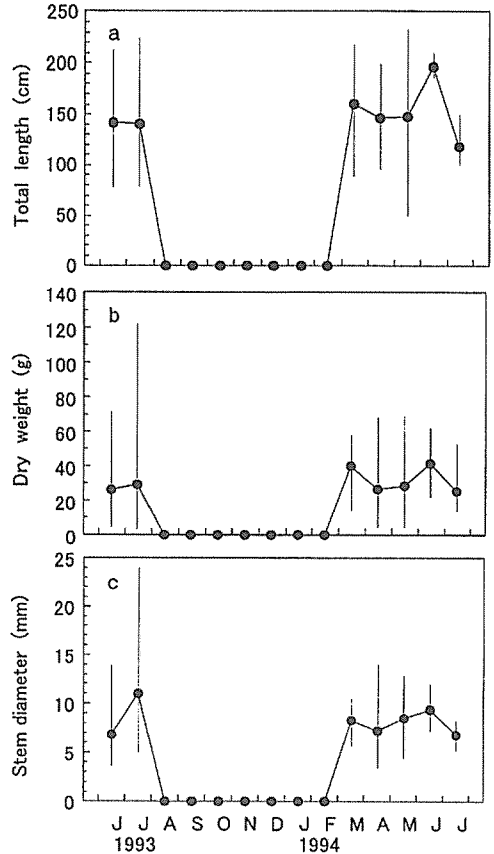


Fig. 24. Monthly changes in length (a) and dry weight (b) of main branches, and stem diameter (c) of matured *Sargassum macrocarpum*. Vertical bars indicate the range of data.

全長はほとんど変化しなかったが、重量と現存量はやや増加し、5月には重量が最大となり、6月には前年と同様に卵と幼胚が雌性生殖器床上で観察された。卵や幼胚の放出後の主枝は順次枯死脱落したが、この時にはすでに次の新しい主枝が茎より萌出し、伸長を開始していた。このような本種の生長様式は、温帯域や熱帯域に生育する他の多くの多年生ホンダワラ類でも報告されている (Umezaki 1974, 1983, 1986, Prince and O'neal 1979, Ang 1984, 1985, Nanba and Okuda 1993)。例えば、京都府舞鶴湾のミヤベモクでは11月から翌年6月にかけて主枝が伸長し、6

Table 1. Monthly relative changes of mature individuals bearing receptacles from June 1993 to July 1994. Each datum was calculated in each group of thalli with various number of growth ring.

		Number of growth ring						
		1	2	3	4	5	6	7 or more
June	1993	0.0(7)*	16.7(6)	90.9(1)	100.0(2)	100.0(1)	-	-
July		0.0(2)	0.0(3)	25.0(8)	42.9(7)	100.0(3)	-	100.0(1)
Aug.		-	0.0(5)	0.0(6)	0.0(5)	-	0.0(1)	0.0(1)
Sept.		0.0(2)	0.0(8)	0.0(1)	0.0(4)	0.0(3)	0.0(1)	-
Oct.		0.0(4)	0.0(5)	0.0(5)	0.0(4)	0.0(2)	0.0(3)	-
Nov.		-	-	0.0(6)	0.0(4)	0.0(3)	0.0(5)	0.0(1)
Dec.		-	-	0.0(6)	0.0(4)	0.0(7)	0.0(3)	-
Jan.	1994	0.0(2)	0.0(2)	0.0(1)	0.0(6)	0.0(3)	0.0(4)	0.0(3)
Feb.		0.0(6)	-	0.0(5)	0.0(4)	0.0(2)	0.0(3)	0.0(1)
Mar.		0.0(1)	-	0.0(6)	20.0(5)	33.3(3)	50.0(6)	50.0(2)
Apr.		0.0(3)	0.0(4)	40.0(5)	100.0(2)	80.0(0)	50.0(2)	100.0(3)
May		0.0(5)	-	33.3(3)	80.0(5)	100.0(5)	100.0(5)	100.0(2)
June		0.0(4)	0.0(2)	50.0(4)	0.0(1)	50.0(4)	60.0(0)	100.0(3)
July		0.0(1)	0.0(6)	0.0(9)	20.0(5)	100.0(2)	100.0(2)	-

\*Number of thalli collected in two quadrats

月から7月の成熟時期に主枝の重量が増加する。また、福岡県津屋崎のヨレモクでは秋季に主枝が萌出し、冬季に気胞を形成した後主枝が伸長する。その後、春季に成熟した藻体の主枝部分は夏季までに脱落する (Umezaki 1983)。一方、ノコギリモクの主枝数は秋から冬に増加し、春まで変わらず、夏に減少し、前述したヨレモクの主枝数の季節変化 (Nanba and Okuda 1993) と同様の傾向を示した。したがって、大型藻体にまで生長したノコギリモクは越年する茎から主枝の萌出、伸長および流失の過程をほぼ1年かけて完了させる。この主枝の季節変化を数年にわたり繰り返すために、大型藻体は群落の主要な構成員として現存量や群落の季節変化に大きく影響を及ぼしているものと考えられる。

ノコギリモクの成熟については、生殖器床の形成が3月から6月にみられ、6月には雌性藻体の生殖器床上で卵と幼胚が観察され、成熟盛期を示した。さらに、生殖器床の形成は付着器の生長輪数が2輪の藻体でわずかに認められ、3輪以上のほとんどの大型藻体で確認することができた。福岡県津屋崎のヤナギモクの成熟と生長輪数との関係については、生長輪数が2輪では約半数の藻体で、3輪ではすべての藻体で成熟することが報告されており (Yoshida 1960)、ノコギリモ

クでも同様の傾向を示した。したがって、ノコギリモクの成熟は主に3年以上の藻体で生じ、生長輪数が9輪の藻体が採集されていることから最大寿命が9年以上あると考えられる。なお、ノコギリモクの生長輪数と年齢との関係については、第2章の年齢構造の解析の際に詳細に検討する。

谷口・山田 (1978) は群落を形成するノコギリモクの生長の季節変化を、萌出期、伸長生長期、肥大生長期そして成熟期の4つにわけて報告している。本研究でも彼らの報告に比べ約1ヶ月ほど遅れるものの、茎から新しい主枝がみられる萌出期 (5月~8月)、水温下降期における主枝の伸長が著しい伸長生長期 (9月~翌年2月)、水温上昇期における主枝の伸長が緩やかではあるが個体重量が増加を続ける肥大生長期 (3月~5月)、生殖器床上で卵や幼胚がみられる成熟期 (6月~7月) の4つに分けることができた。

以上のことから、本章ではノコギリモク藻体の生育段階ごとの生長様式を把握することにより、群落の後継群としての幼体と林冠を形成する成熟可能な大型藻体は、群落が長期間にわたって安定的に維持するための重要な構成員であることを明らかにした。第2章では、本章での知見を基に、生育段階の基準となる年齢形質を抽出し、群落を構成する藻体間の相互関係に

について調査研究を進めていく。さらに、ノコギリモクの群落構造の空間的および時間的変化を解析し、群落の更新過程を解明していく。

## 第2章 群落構造

### 緒 言

植物群落は群落を構成する個体自身の生育空間を作るとともに、構成個体の光合成に基づく物質生産などの機能を最大限に発揮させるための構造を備えている。陸上植物群落では、群落内の各器官の量的な垂直分布と光分布との関係を立体的に示す生産構造 (Monsi und Saeki 1953)、個体の集合の程度を示す個体密度、平面での個体の分布様式を示す分散構造 (Morisita 1959)、個体の年齢の多様性を示す齢構造などの群落構造に関する研究がこれまで多く行なわれてきた。これらの群落構造の解析により、生態系の生産者としての物質生産を効率よく行なうための構造、群落内での種間あるいは種内競争、および群落更新などについて解明されてきた。

陸上植物群落の場合と同様に、沿岸域の一次生産を担う海藻群落は、その機能を最大限に発揮できる構造のもとで存在していると考えられる。しかし、大型海藻の群落に関する研究については、現存量や個体密度などの現状を把握するにとどまり、齢構造、種内関係および群落更新などを明らかにするための群落構造に着目した研究は海中林を構成するコンブ科のアラメ、カジメおよびクロメで行なわれているに過ぎない。アラメおよびカジメ群落の更新に関しては生産構造 (前川・喜田 1987) や分散構造 (Maegawa and Kida 1991) が報告されている。また、アラメ群落の齢構造の経年変化 (谷口 1990a, b)、クロメ群落の齢構造と成熟との関係 (村瀬・大貝 1996) が調べられている。

本章では、ノコギリモク群落が物質生産などの機能を十分に発揮する構造を把握するとともに、その季節的・経年的な解析により群落更新を解明することを目的としている。まず、方形枠を用いた刈り取り法により現存量と密度の季節変化、および層別刈り取り法に

より群落の立体構造としての生産構造の季節変化を明らかにする。次に、前章での生育段階ごとの生長を基に年齢の基準となる形質を抽出する。この形質から群落内での幼体や大型藻体などの関係を明示する年齢構造と分散構造について、永久方形枠内の観察により経年的に明らかにする。最後に、これらの群落構造の特性を解析し、群落の更新過程を解明することを試みる。

### 材料と方法

#### 1. 材料

ノコギリモク群落の現存量と個体密度、層別刈り取り、年齢構造および分散構造については、第1章と同様、山口県深川湾の水深8m (Fig. 6) に設置した調査地点において、方形枠法により採集した藻体および永久方形枠で個体識別した藻体を用いて群落構造の解析を行なった。

#### 2. 層別刈り取り法

Monsi und Saeki (1953) が考案した層別刈り取り法は、植物群落の立体的な空間が容易に理解できるように陸上植物で数多く用いられてきた。この立体構造は、物質生産の機能と結びついた生産構造を表わしていると考えられ、生産構造図として、群落内のある高さごとの層別に植物体の同化器官と非同化器官の重量が示されている。また、この図には群落内の各層の光の強さを、群落最上部を100%とした相対光強度で示しているため、それぞれの器官の垂直分布と光環境との関係が一見して理解することができる。

本研究では、ノコギリモク群落の生産構造を把握するために、50cm×50cmの方形枠を用いて層別刈り取り法を実施した。群落内の光環境の測定は、光量子センサー (Li-Cor Li-192SB) を用いて、群落床部より20cm間隔で各層の光強度を測定するとともに、船上でも同じ型のセンサーを用い光強度を測定した。光強度の測定値は船上のデータロガー (同 Li-1000) によって1秒間隔で記録された。データ処理については、各



層における平均的な光強度を求め、群落最上部を100%とした相対光強度で表わした。

海藻群落の生産構造を明らかにする場合、実際に海中で層別刈り取り法を行うことは非常に困難である。そこで、前川・喜田(1987)がコンブ科のアラメおよびカジメ群落の生産構造を明らかにするために改変した層別刈り取り法を採用した。すなわち、本研究では、方形枠により採集されたノコギリモク藻体の全長を測定した後、その藻体を目視観察や写真によりできるだけ海水中での状態に近い形になるように板の上に広げた。それらを1個体ずつ付着器下部から主枝の先端まで20cmごとに切断した。層別に分けられた試料を、さらに、付着器、茎、葉、主枝(気胞および側枝を含む)および生殖器床に切り分けた。切り分けられた葉については、葉面積指数を求めるために、葉の表面積をイメージスキャナ(EPSON GT-6500)とパーソナルコンピュータ(NEC 9801DX)を用いて測定した。また、切り分けられた試料を水洗し、80°Cで24時間送風乾燥した後、乾重量を求めた。

### 3. 年齢構造の解析

ノコギリモク群落の年齢構造を明らかにするためには、まず、年齢の基準となる形質を抽出する必要がある。本種と同じ円錐状の付着器を有するヤナギモクでは付着器断面にみられる生長輪は年輪としてみなすことができ(Yoshida 1960)、本種でも同様な生長輪を形成することが知られている(谷口・山田 1978, Yoshida 1983, Murase and Kito 1998)。ここではノコギリモクの付着器に形成される生長輪数と年齢との関係について検討するとともに、水中での計測が容易な年齢の基準となる形質の抽出を試みた。

方形枠により採集したノコギリモクについては、付着器の縦断面に認められる生長輪(Fig. 9)を数えた。また、生長輪数と年齢との関係を明らかにするために、付着器の中心と一番外側の生長輪までの距離(Fig. 9a)および中心から付着器表面までの距離(Fig. 9b)を計測し、それらの比を求めた。さらに、藻体を傷つけることなく、水中で容易に測定できる年齢形質を抽

出するために、全長、茎長、茎径および付着器の高さと生長輪数との関係を検討するとともに、個体識別した藻体の実測値とも比較した。これらの研究から明らかになった年齢の基準形質を基に、永久方形枠内のノコギリモク群落を構成する藻体の年齢を推定し、年齢構造を解析した。

### 4. 分散構造の解析

植物群落内の個体群の水平的な分布様式は、ランダム分布、均一分布および集中分布の3つの基本様式により表すことができる。これらは群落の遷移や更新過程の進行に伴い変化する(田川 1973, Maegawa 1991)。ランダム分布、均一分布および集中分布はMorisita (1959)の次の式による分散指数 $I_\delta$ から明らかにすることができる。

$$I_\delta = q \times \delta = \left\{ q \sum_{i=1}^q n_i(n_i-1) \right\} / N(N-1)$$

ここで、 $q$ は小方形区の数、 $n_i$ は第 $i$ 番目の小方形区における個体数、 $N$ は総個体数である。

Fig. 25に示すように群落の分布様式については、群落内の個体が集中分布している場合には、区画面積が小さいほど $I_\delta$ の値は1より大きく、区画面積が大きくなるに従い $I_\delta$ は1に近い値を示す(Fig. 25a, a')。ランダム分布では区画面積の大きさに問わず、 $I_\delta$ は1に近い値を示す(Fig. 25b, b')。均一あるいは規則分布では区画面積が小さいときには $I_\delta$ の値は1より小さく、区画面積が大きくなるに従い $I_\delta$ は1に近い値になる(Fig. 25c, c')。

また、同一群落内の2つの個体群が引き合って分布しているのか、あるいは反発して分布しているのかを明らかにするには、分布相関を求める必要がある。Morisita (1959)による分布相関の指数 $R'_\delta$ は次の式で表すことができる。

$$R'_\delta = \left\{ 2 \sum_{i=1}^q n_{xi} n_{yi} \right\} / (\delta_x + \delta_y) N_x N_y - 2 / (\delta_x + \delta_y) q$$

ここで、 $n_{xi}$ および $n_{yi}$ は個体群 $x$ および $y$ の第 $i$ 番目

の小方形区における個体数,  $N_x$  および  $N_y$  は個体群  $x$  および  $y$  の総個体数,  $\delta_x$  および  $\delta_y$  は個体群  $x$  および  $y$  の  $\delta$  である。

分布相関の指数  $R'_\delta$  は, その値が正のとき2つの群の個体同士が引き合って分布し, 負の場合には反発し分布していることを示す。もし, 2つの群の個体同士が独立して分布している場合は  $R'_\delta$  の値が0になる。

本研究では, 永久方形枠により個体識別した藻体の着生位置を基に  $I_\delta$  指数を求め, ノコギリモク群落の分布様式の経年的な変化を明らかにした。さらに, 群落

を構成する大型藻体群と幼体群の分布相関である  $R'_\delta$  指数を加味して, ノコギリモク群落の更新過程を解析した。

## 結 果

### 1. 現存量と個体密度

ノコギリモク群落における現存量の平均値の月別変化をFig. 26に示す。現存量は, 付着器を除く藻体の

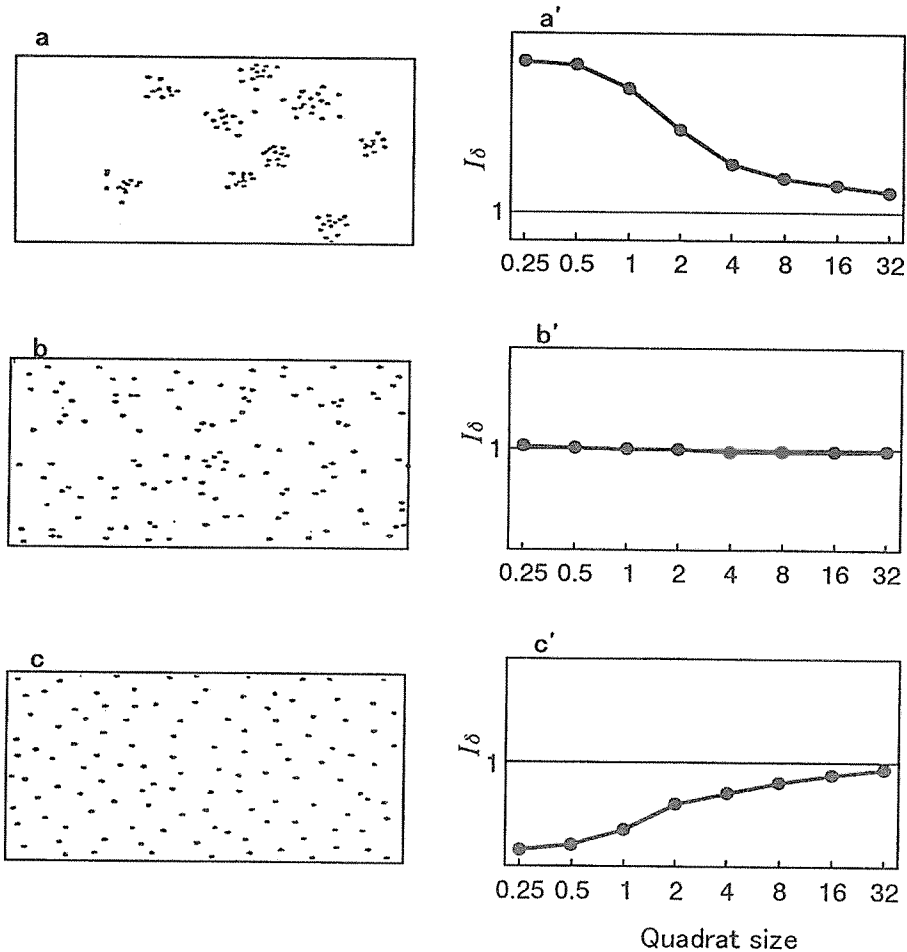


Fig. 25. Dispersion maps of individuals (left) and corresponding  $I_\delta$ -quadrat size relations (right). a and a', contagious distribution; b and b', random distribution; c and c', uniform distribution.

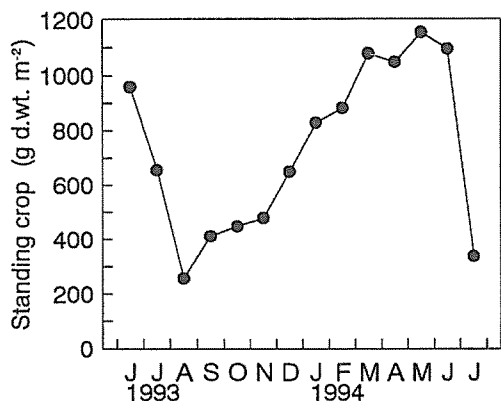


Fig. 26. Monthly change in standing crop of *Sargassum macrocarpum*. Each datum was averaged in two quadrats.

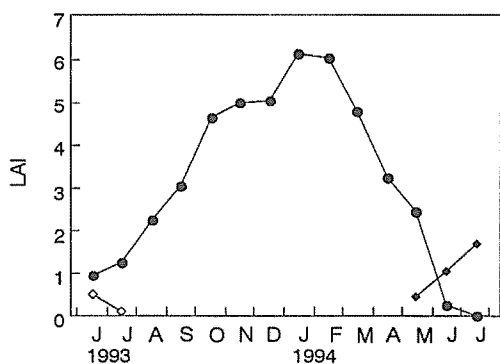


Fig. 27. Monthly changes in leaf area index (LAI) of the *Sargassum macrocarpum* population. ●, LAI of new branches produced in 1993; ◇, LAI of main branches sprouted in 1992; ◆, LAI of main branches sprouted in 1994.

乾重量として表わした。現存量は、成熟による主枝部分が流失した直後の1993年8月に257.6g d.wt. m<sup>2</sup>の最小値を示し、その後増加し、1994年5月に1155.7g d.wt. m<sup>2</sup>の最大値を示した。

ノコギリモク群落における葉面積指数 (LAI) の平均値の月別変化をFig. 27に示す。1993年6月のLAIは'92年主枝部分で0.5、'93年主枝部分で1.0であった。8月までに'92年主枝部分の葉はすべて流失した。'93年主枝部分のLAIはその後増加し、1994年1月に6.1で最大値を示した。生殖器官の形成が始まる3月以降、

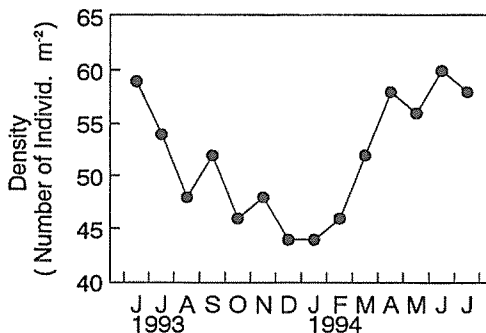


Fig. 28. Monthly change in population density of *Sargassum macrocarpum*. Each datum was averaged in two quadrats.

LAIは急激に減少し、卵および幼胚の放出が認められる成熟盛期である6月には0.3にまで低下した。この時期には'94年主枝が新生し、新たに展開した葉によって、7月にはその部分のLAIが1.7となった。

ノコギリモク群落における個体密度の平均値の月別変化をFig. 28に示す。個体密度は1993年6月に58個体m<sup>2</sup>と高い値であったが、翌月から次第に減少し、1993年12月および1994年1月に44個体m<sup>2</sup>と最低値を示した。1月から6月にかけては、全長2~3cmのノコギリモクと識別できる幼体が入り加わったため個体密度は増加し、6月に60個体m<sup>2</sup>と最高値を示した。これら全長2~3cmの幼体は、発芽から約1年を経過した個体と考えられる (Fig. 18, 21)。現存量の大部分を占める生長輪が3輪以上の大型藻体の個体密度は26~48個体m<sup>2</sup>の間で変化した。

永久方形枠内における個体密度の1993年6月から1998年10月にかけての経年変化をFig. 29に示す。茎径が3.5mm以上の成熟可能な大型藻体 (Fig. 24) と3.5mm未満の未成熟藻体、すなわち幼体に分けて、個体密度を示した。観察を開始した1993年6月には個体密度は大型藻体で26個体m<sup>2</sup> (Fig. 29b)、幼体で52個体m<sup>2</sup> (Fig. 29a) で、大型藻体群が優占する群落であった。その後、大型藻体および幼体ともに密度が減少し、1994年9月には、大型藻体で9個体m<sup>2</sup>、幼体で20個体m<sup>2</sup>と調査期間中で最も低い値を示した。1995

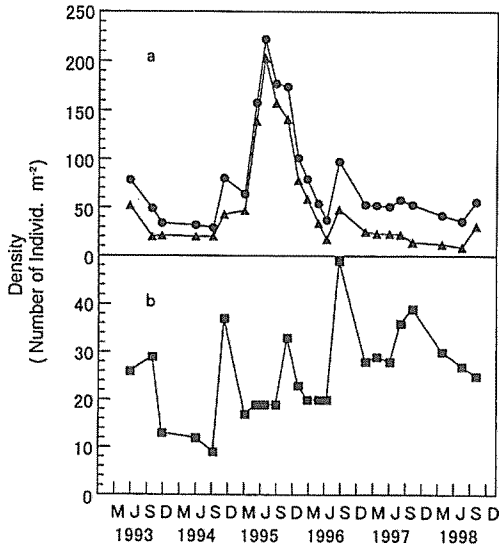


Fig. 29. Changes in population density of total thalli (●, a), juvenile thalli (▲, a) and adult thalli (■, b) of *Sargassum macrocarpum* in the permanent quadrat from June 1993 to October 1998.

年7月の個体密度は、幼体が203個体 $m^{-2}$ と最も多く観察された。この幼体群は前年に発芽し、この時期までに生存した藻体であると考えられる (Fig. 18, 21)。その後、この幼体の個体密度は急激に減少するが、生き残った幼体は生長し、1996年の秋以降順次、大型藻体群に加わった。そのため、1995年および1996年度中には大型藻体は20個体 $m^{-2}$ 前後の個体密度であったものが、1997年度以降には30個体 $m^{-2}$ 前後にまで増加した。一方、幼体は、大量に加入した1995年を除いて、毎年20~50個体 $m^{-2}$ が加入した。個体密度の季節変化については、夏から秋にかけては前年に発芽、伸長した幼体群の中で直径3.5mm以上に生長する藻体が認められ、大型藻体の個体密度は一時的に増加するが、冬から春にかけては大型藻体の流失が目立ち、急激に減少する傾向を示した。

## 2. 生産構造

1993年8月, 11月, 1994年1月, 3月および5月に

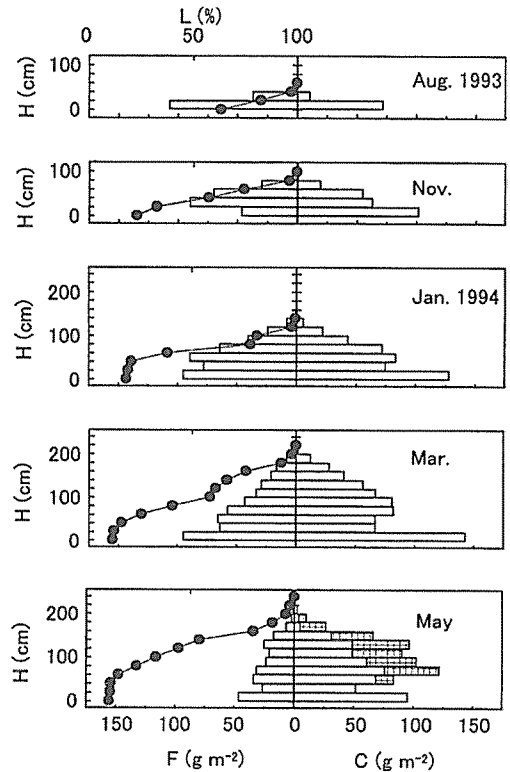


Fig. 30. Changes in productive structure diagrams of the *Sargassum macrocarpum* population. L, relative light intensity in each stratum (●); F, dry weight of leaves; C, dry weight of stems, main branches, vesicles and receptacles; H, height of population; [ ] , dry weight of receptacles.

におけるノコギリモク群落の生産構造をFig. 30に、群落最上部に対する群落床部の相対光強度の季節変化をFig. 31に示す。陸上植物群落の生産構造図は、図の左側に光合成器官としての葉、図の右側に非光合成器官としての葉以外の器官の量を垂直的に表わしている。海藻においては藻体全体にクロロフィルを含有し、光合成を行なうため、明確に光合成器官および非光合成器官の2つに分けることができない。ノコギリモクの藻体の異なる部位ごとの光合成活性については第3章で詳しく論じているように、光合成活性は葉がその他の部位に比べて最も高くなる。また、葉はその配置と展開する方向から群落を透過する光を遮蔽する主要

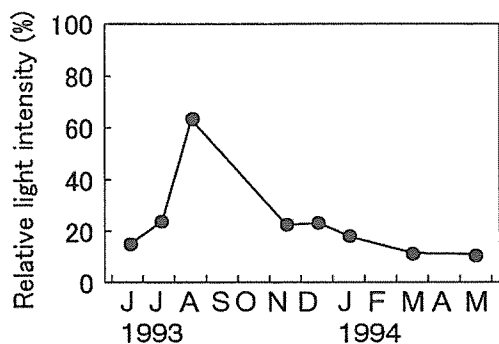


Fig. 31. Seasonal change in relative light intensity on the floor to the top of the *Sargassum macrocarpum* population.

な部位であると考えられる。そのため、ノコギリモク群落の生産構造図については、陸上植物群落の場合と同様に、図の左側に葉、図の右側に葉以外の茎、気胞を含む主枝、生殖器床の量を垂直的に表わした。

成熟後の主枝がほとんど流失し、新しい主枝の伸長と葉の展開を開始した1993年8月には、群落の高さは約60cmで、群落床部の相対光強度は約68%と高かった (Fig. 30, 31)。その後、主枝の伸長と葉の展開が活発になり、群落の高さが1mを越え、葉部の乾重量が増加する11月から翌年1月にかけては相対光強度が約20%に低下した。1994年3月には群落の高さが2mを超え、葉の現存量が最も多くなり、相対光強度は約13%と低い値を示した。この時期以降、生殖床の形成が始まり、また、茎からは次世代の新生主枝の萌出と葉の展開が認められた。そのため、5月には相対光強度が約10%まで低下した。

### 3. 年齢構造

#### 3.1 年齢形質の抽出

ノコギリモクの付着器は円錐状で、その断面には生長輪が認められる (Fig. 9)。中心から一番外側の生長輪までの距離 (Fig. 9a) と付着器の中心から付着器表面までの距離 (Fig. 9b) の計測から  $a/b$  比を求め、その月別変化を Fig. 32 に示す。  $a/b$  比は1993年

6月から8月には0.85~0.93であったが、9月以降急速に高くなり、10月には  $0.95 \pm 0.02$  (平均値  $\pm$  95% 信頼限界)、11月には  $0.95 \pm 0.01$  の高い値を示した。その後、  $a/b$  比は次第に減少し、1994年6月、7月には  $a/b$  比は、前年とほぼ同じ値を示した。これらのことから、生長輪は、年に1回、8月から11月にかけて形成されることがわかり、したがって年輪であると認めることができた。

次に、水中で容易に測定できる年齢形質を抽出するために、生長輪数と全長、付着器の高さ、茎径および茎長などの形質との関係調べた。生長輪数と各形質との関係を Fig. 33 に示す。この解析には生長輪が形成された直後の1993年10月から12月および1995年10月に採集された合計120個体の藻体を用いた。また、生長輪数ごとの全長、付着器高、茎径および茎長の平均値  $\pm$  95% 信頼限界を Table 2 に示す。全長は、生長輪数が5輪以下では生長輪数が増えるにしたがって増加したが、生長輪数が6輪以上では減少した。また、平均値のばらつきも大きかった。付着器高、茎径および茎長は、生長輪数が増えるにしたがって、増加する傾向を示した。特に、茎径は、他の形質に比べると平均値のばらつきが小さかった。したがって、茎径は水中での計測が容易で直接把握することができることもあ

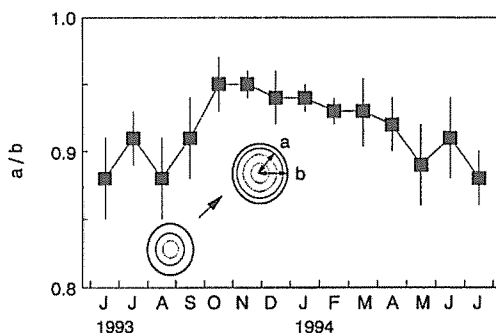


Fig. 32. Monthly changes in  $a/b$  ratio, where  $a$  indicates a length from the center of the base to the outermost growth ring, and  $b$  represents a length from the center of the base to the surface of holdfast. Vertical bars indicate 95% confidence limits.

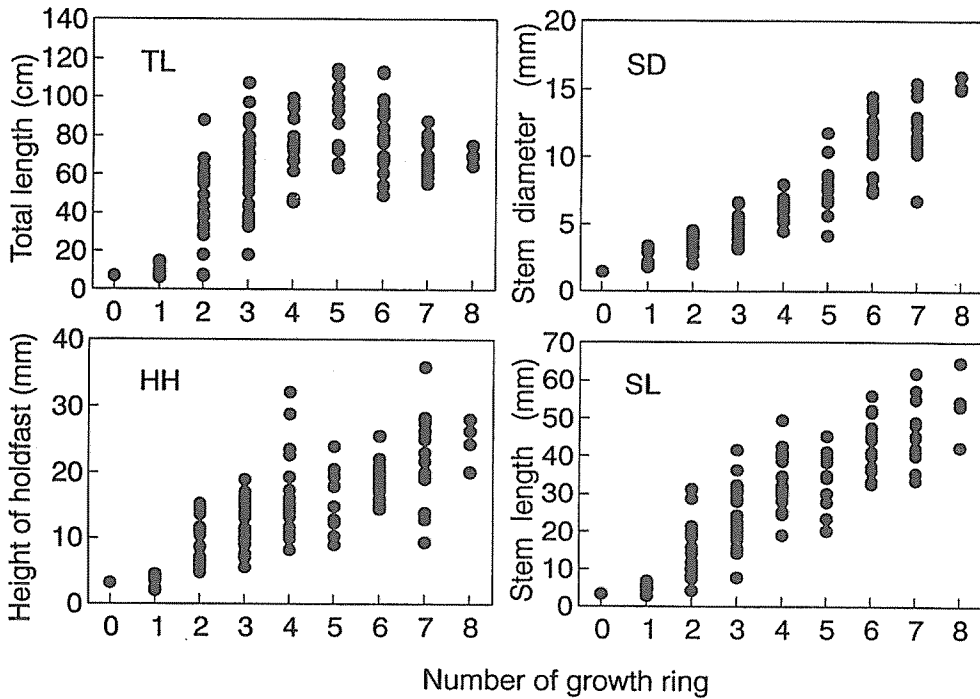


Fig. 33. Relationships between number of growth ring and different four parts of *Sargassum macrocarpum* thallus. TL, total length; HH, height of holdfast; SD, stem diameter; SL, stem length. Samples were collected in October to December 1993, and October 1995. n=120.

Table 2. Total length, stem length, stem diameter and height of holdfast in each group of thalli with various numbers of growth ring. Values show the means  $\pm$  95% confidence limits.

Number of growth ring	n=	Total length (cm)	Stem length (mm)	Stem diameter (mm)	Height of holdfast (mm)
0	1	7.0	3.4	1.5	3.2
1	7	10.1 $\pm$ 3.1	5.4 $\pm$ 1.3	2.5 $\pm$ 0.6	3.6 $\pm$ 0.9
2	16	43.3 $\pm$ 11.9	15.8 $\pm$ 4.0	3.7 $\pm$ 0.4	9.5 $\pm$ 1.8
3	29	62.1 $\pm$ 7.9	23.1 $\pm$ 3.0	4.8 $\pm$ 0.3	12.1 $\pm$ 1.3
4	17	75.9 $\pm$ 8.0	33.7 $\pm$ 3.9	6.1 $\pm$ 0.4	17.4 $\pm$ 3.4
5	13	88.7 $\pm$ 10.3	34.2 $\pm$ 4.3	7.8 $\pm$ 1.2	15.0 $\pm$ 2.8
6	19	80.3 $\pm$ 8.8	42.4 $\pm$ 3.2	10.9 $\pm$ 1.1	18.3 $\pm$ 1.3
7	14	70.6 $\pm$ 5.4	45.8 $\pm$ 4.7	12.2 $\pm$ 1.3	22.4 $\pm$ 4.0
8	4	70.0 $\pm$ 7.0	53.7 $\pm$ 14.6	15.6 $\pm$ 0.8	24.7 $\pm$ 5.4

り、他の形質に比べ年齢の基準形質として最も適していると考えた。

さらに、生長輪数 ( $x$ ) と茎径 ( $y$ ) との関係は、次式のようにロジスティック曲線で近似させることができ

た (Fig. 34)。

$$y = 34.02 / (1 + 18.62e^{-0.3497x}), (r^2 = 0.987)$$

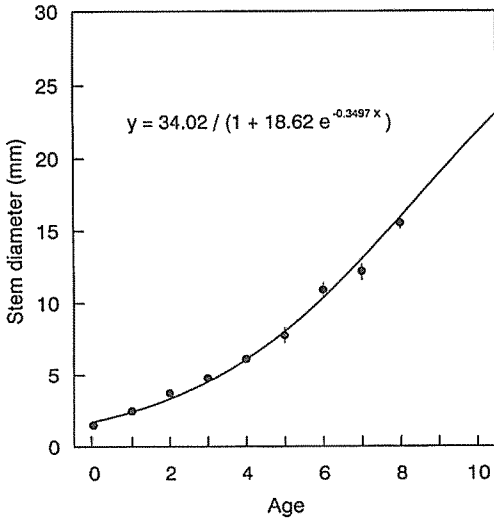


Fig. 34. Relationship between number of growth ring and stem diameter. The solid line shows the fitted Logistic curve calculated from the data of stem diameter in Table 2. Vertical bars indicate 95% confidence limits.

この近似式を用いて、永久方形枠内で個体識別された大型藻体から幼体までの7個体について1994年11月およびその1年後の1995年11月に茎径を実測し、年齢を計算した。1994年11月および1995年11月における茎径の実測値と推定された年齢および推定年齢の差をTable 3に示す。茎径から計算された年齢の差は年齢の違いにかかわらず $0.99 \pm 0.15$  (平均 $\pm$ 95%信頼限界)

となった。すなわち、1年間で生長輪がほぼ1輪形成されたことを示しており、茎径を年齢形質とすることの有効性が確かめられた。

以上のことから、茎径は、他の形質に比べて計測が容易で、各年齢群における茎径の平均値のばらつきが小さく、年輪である生長輪数との関係をロジスティック曲線により近似させることが可能であることから、年齢の基準として有効な形質であった。

### 3.2 年齢構造の経年変化

1993年から1998年の秋季における永久方形枠内のノコギリモク群落の年齢構造の経年変化をFig. 35に示す。年齢は茎径の実測値を基に前項のロジスティック曲線を用いて計算された。図中の斜線部分は翌年の測定までに枯死流失する個体数を示す。1993年10月には3歳以上の大型藻体は15個体 $m^{-2}$ で、大型藻体が優占する濃密な群落を形成していた。この大型藻体のうち、1994年11月までに7個体 $m^{-2}$ が枯死流失したが、新たに43個体 $m^{-2}$ の0歳の幼体群が出現した。1995年11月には大型藻体が9個体 $m^{-2}$ と低く、新たに141個体 $m^{-2}$ の幼体が確認された。その後、1996年9月までに119個体 $m^{-2}$ の幼体が枯死流失したが、生存した幼体は1歳群に加入し1歳群は22個体 $m^{-2}$ となった。1997年11月には3歳以上の大型藻体が22個体 $m^{-2}$ 、1~2歳の小型藻体が17個体 $m^{-2}$ と、大型藻体が優占する群落と

Table 3. Stem diameter of seven tagged thalli in permanent quadrat in November 1994 and 1995. Each number of thallus is same in Fig.22. Ages were calculated by using Logistics curve in Fig.34.

No.	Stem diameter (mm)		Estimation of age		Difference (b) - (a)
	Nov.1994	Nov.1995	Nov.1994 (a)	Nov.1995 (b)	
1	9.4*	11.6*	5.6	6.5	0.9
2	8.4*	10.8*	5.2	6.2	1.0
3	4.7	6.0*	3.1	4.0	0.8
4	4.0	5.1*	2.6	3.4	0.8
5	2.8	4.0	1.5	2.6	1.1
6	2.5	3.4	1.1	2.2	1.1
7	1.8	2.7	0.1	1.4	1.2
Mean					0.99
95% confidence limit					0.15

\*Matured thalli

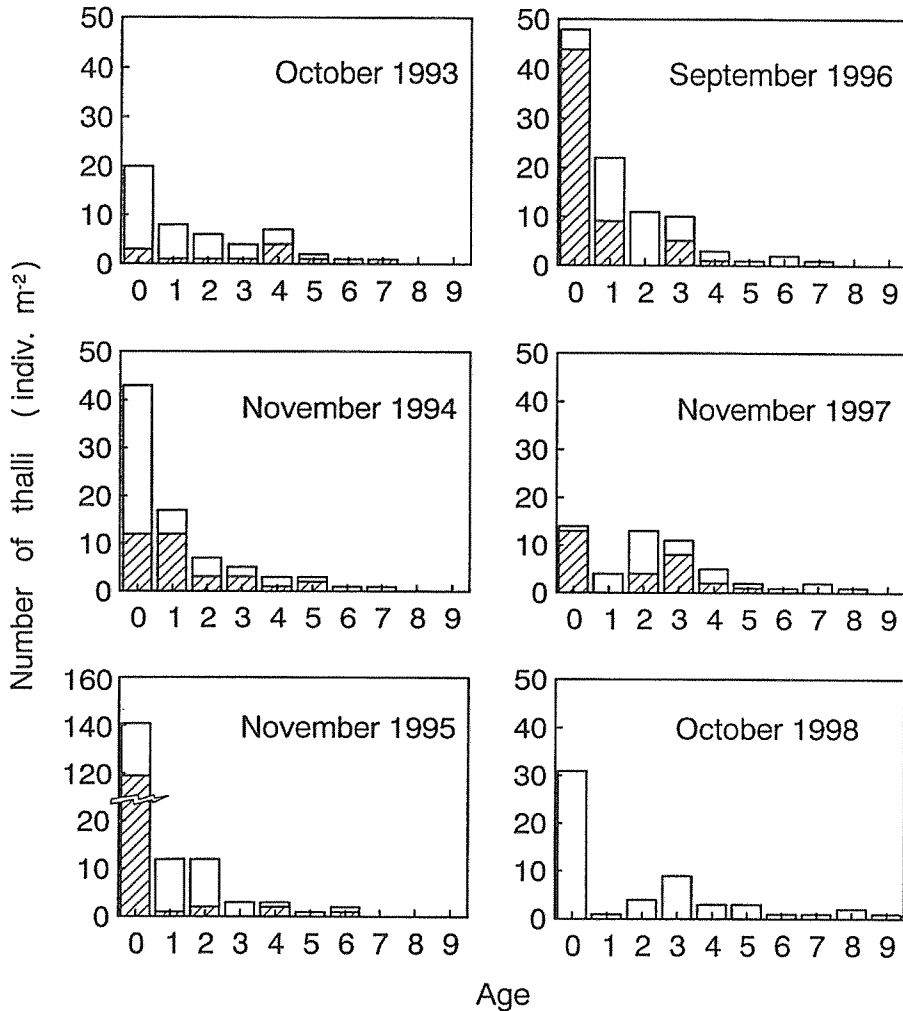


Fig. 35. Yearly changes in age composition of the *Sargassum macrocarpum* population from 1993 to 1998. Shaded portions show the loss by the next year. Ages of thalli were calculated from the Logistic curve in Fig. 34.

なり、0 齢の幼体はわずかに14個体m<sup>2</sup>しか出現しなかった。1998年10月までに大型藻体は20個体m<sup>2</sup>、小型藻体は5個体m<sup>2</sup>、幼体は31個体m<sup>2</sup>が認められ、調査を開始した1993年に近い年齢構造を示した。また、最も年齢の高い大型藻体としては9 齢のものが確認できた。

以上のことから、1995年のように、大型藻体が10個

体m<sup>2</sup>以下に低下すると100個体以上の多量の幼体が新規に加入するが、それ以外の年では、大型藻体が10個体m<sup>2</sup>以上では毎年14~48個体m<sup>2</sup>程度の幼体が新規に加入することが観察された。したがって、大型藻体の密度によって幼体の加入が規制される傾向がうかがわれた。



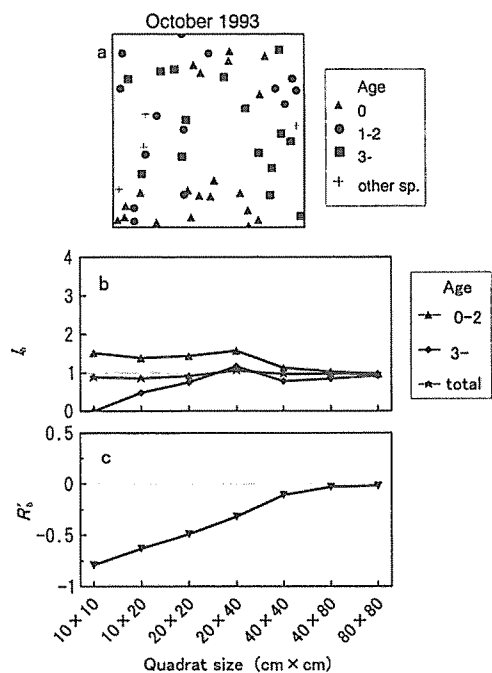


Fig. 36. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in October 1993. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R'_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

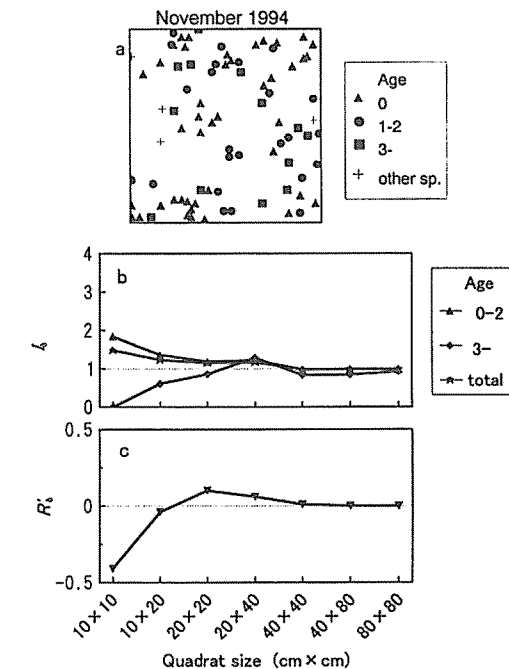


Fig. 37. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in November 1994. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R'_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

#### 4. 分散構造

1993年から1998年の秋季における各年の永久方形枠内のノコギリモク藻体の分散図、 $I_{\delta}$  値および  $R'_{\delta}$  値を Fig. 36からFig. 41にそれぞれ示す。分散図は0 齢の幼体、1～2 齢の小型藻体および3 齢以上の大型藻体に分け、分散指数  $I_{\delta}$  値は0～2 齢の幼体を含めた小型藻体群、3 齢以上の大型藻体群および全年齢群に分けて求めた。分布相関の指数  $R'_{\delta}$  値は0～2 齢と3 齢以上との関係について求めた。1993年10月には、0～2 齢の小型藻体群は  $I_{\delta}$  値が1より大きく、集中分布を示し、大きな集中斑を有していた。3 齢以上の大型藻体群は  $I_{\delta}$  値が1より小さく、均一分布を示した。全年齢

群については、区画面積とも  $I_{\delta}$  値がほぼ1に近い値で、ランダム分布を示した。小型藻体群と大型藻体群の間では  $R'_{\delta}$  値が0より小さく、両群は反発し分布していた (Fig. 36)。1994年11月には、小型藻体群は小さな集中斑を有する集中分布を示した。小型藻体群では前年と集中斑の大きさは異なるものの、同じ分散構造を示したが、全年齢群では前年と異なり、やや集中する分散構造を示した。一方、大型藻体群は均一分布し、前年と同様であった。また、小型藻体群と大型藻体群の間では  $R'_{\delta}$  値が小さな区画面積で負の値を示すものの全体としては0に近く、両群は独立して分布する傾向がみられた (Fig. 37)。1995年11月には、その年の春季に幼体が大量に新生し、小型藻体群はランダム

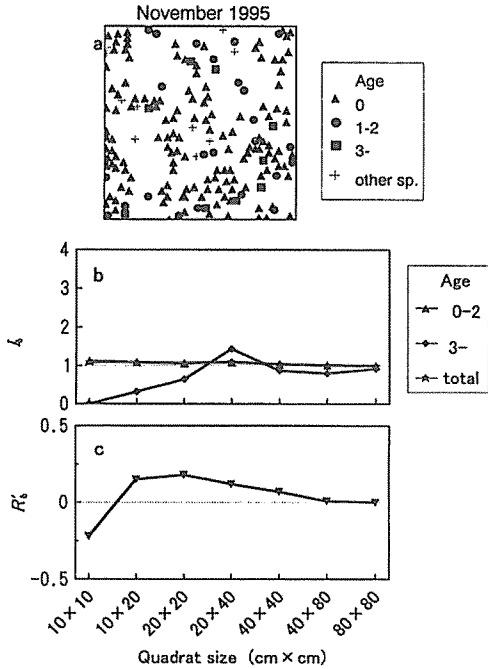


Fig. 38. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in November 1995. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

分布し、その影響で全年齢群も同様にランダム分布を示し、前年までとはかなり異なった分散構造を示した。一方、大型藻体は前年までと同様に均一分布した。また、小型藻体群と大型藻体群との間では最も小さな区画面積 $10 \times 10 \text{ cm}^2$ では  $R'_{\delta}$  値が負の値で両群は反発する傾向を示したが、区画面積 $10 \times 20 \sim 40 \times 40 \text{ cm}^2$ では  $R'_{\delta}$  値が正の値で両群は引き合い、さらに大きな区画面積 $40 \times 80$ および $80 \times 80 \text{ cm}^2$ では  $R'_{\delta}$  値が0に近く両群が独立分布する傾向がみられた (Fig. 38)。このことは、大型藻体を中心として $40 \times 40 \text{ cm}^2$ の範囲内で生殖細胞である幼胚が拡散し大量に発芽するが、大型藻体に極めて近い $10 \times 10 \text{ cm}^2$ の範囲では発芽しても枯死するためであると考えられる。1996年9月には、大型

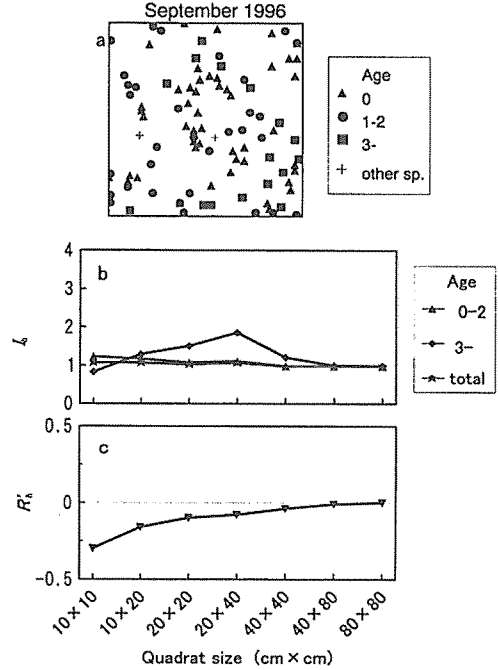


Fig. 39. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in September 1996. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

藻体群は集中分布を示し、大きな集中斑を有していた。それに対し、小型藻体群および全年齢群ではともにランダム分布が認められた。小型藻体群と大型藻体群は反発し分布していた (Fig. 39)。1997年11月には、小型藻体群および全年齢群はともに小さな集中斑を有する集中分布を示した。一方、大型藻体群はランダム分布を示した。小型藻体群と大型藻体群の間では両群が引き合って分布していた (Fig. 40)。1998年10月には小型藻体群および全年齢群はともに小さな集中斑を有する集中分布を示し、前年とはほぼ同様な分散構造であった。しかし、大型藻体群は大きな集中斑を有する集中分布を示した。また、小型藻体群と大型藻体群の間では両群が反発して分布する傾向がみられた

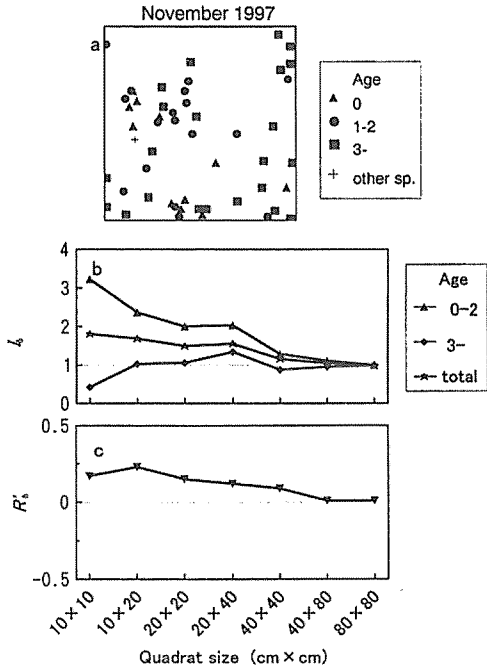


Fig. 40. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in November 1997. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R'_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

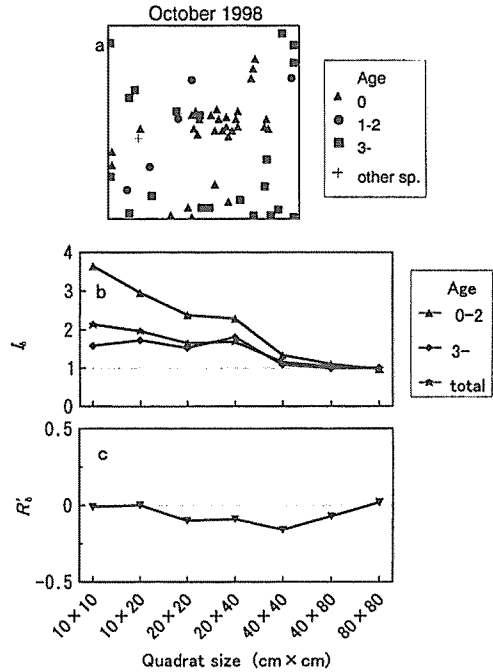


Fig. 41. Analysis of distributional patterns of the *Sargassum macrocarpum* population in October 1998. a, dispersion map of individuals in the permanent quadrat; b,  $I_{\delta}$ -quadrat size relationships for juvenile thalli lesser than two years old, adult thalli more than three years old, and total thalli; c,  $R'_{\delta}$  (intraspecific association) between juvenile thalli and adult thalli.

(Fig. 41).

以上のことから、0 齢群すなわち幼体の新規加入は、1995年を除き毎年14~48個体 $m^{-2}$ が観察され (Fig. 29, 35), この時の0~2 齢群の分散構造としては集中分布を示した。幼体が100個体 $m^{-2}$ 以上の多量に加入した1995年にはランダム分布を示した。一方、3 齢以上の大型藻体群では観察を開始した最初の3 年間は密度が低く、均一分布を示した。その後、集中分布し、1995年に大量に新生した藻体が大型藻体群に加入し始める1997年にはランダム分布したものの、1998年には再び集中分布へと変化した。全年齢群では、ランダム分布から集中分布に変化した後、幼体の大量加入があった時にはランダム分布を経て、さらに集中分布へ変化

した。また、0~2 齢群と大型藻体群との分布相関は、幼体が大量に新生した時には両群が引き合って分布する傾向にあり、その後、幼体群の枯死脱落とともに両群が反発あるいは独立して分布する傾向が認められた。

### 5. 群落更新

ノコギリモク群落の更新過程を明らかにするために、個体密度、年齢構造および分散構造の経年変化を解析してみる。ノコギリモク群落の更新過程とそれに伴う個体密度および分散構造の変化を模式的にFig. 42に示す。ノコギリモク群落の更新過程はギャップ相、建設相および成熟相の3つの相に分けることができた。

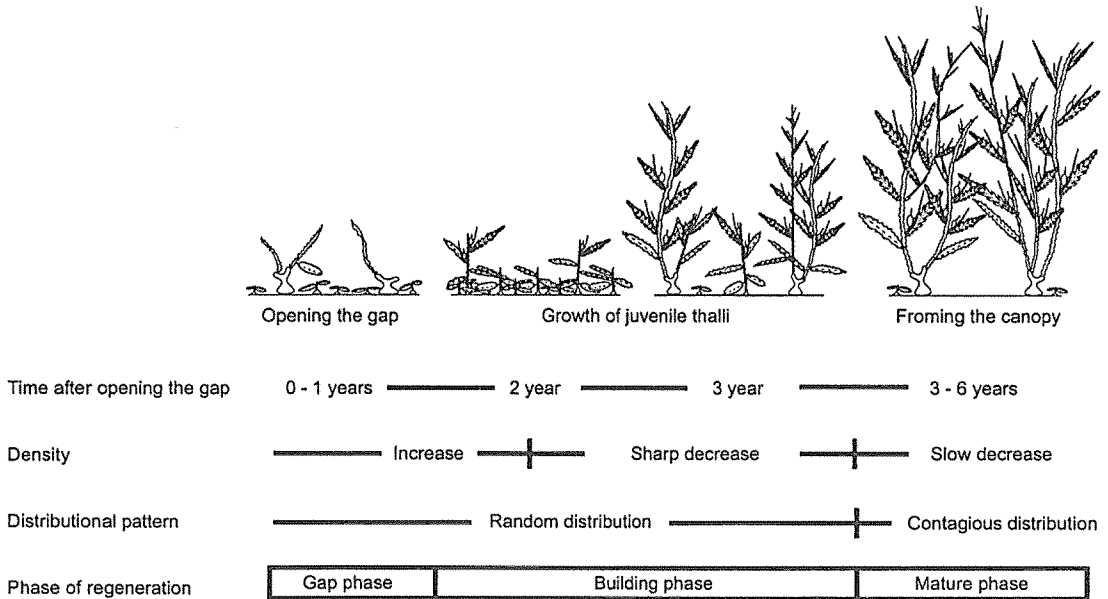


Fig. 42. Schematic diagram of the regeneration process in *Sargassum macrocarpum* population, and changes in the time elapsed, the population density and the distributional pattern.

多数の大型藻体が枯死流失すると、群落床部にギャップが形成された（ギャップ相）。1995年には、大型藻体の密度が10個体 $m^2$ 以下にまで低下したことにより20×40 $cm^2$ 以上の比較的大きなギャップが形成された。一方、1995年を除く他の年には、数個体の大型藻体が枯死流失することにより、10×10および20×20 $cm^2$ 程度の小さなギャップが形成された。ギャップが形成されてから約1年間は、幼体の加入量が多く、群落内の個体密度が増加し、この時期の分散構造はランダム分布を示した。その後、群落内への幼体の加入量が減少する一方で、幼体の枯死流失が激しく、個体密度が急激に減少した。残存した藻体は付着器および基部を発達させて越冬し、主枝部分の季節的な消長を繰り返し、発芽後2年を経て、大型藻体へと生長した（建設相）。ギャップ形成から3年以上経過すると個体密度の減少も緩やかになり、主に3歳以上の大型藻体が優占する群落形成された。この大型藻体群は成熟が可能で、越冬する発達した基部から十数本の主枝の発芽、伸長

および脱落をほぼ1年周期で繰り返し、群落を安定的に維持していた。また、冬季から春季にかけては林冠が形成された。この時期の群落の生産構造をみると、群落内を透過するにつれて光が急激に減少し、群落床部の光強度が群落上部の10%もしくはそれ以下にまで低下した。そのため、群落床部の大型藻体の周辺では、幼体や小型藻体が藻体間で光をめぐる競争を起し、幼体群の加入が著しく制限された。また、寿命や波浪により大型藻体が枯死流失するため、個体密度がゆるやかに減少した。この時期の分散構造は集中分布を示した（成熟相）。このように、ノコギリモク群落の更新過程としてギャップ相、建設相、成熟相の3つの相が確かめることができた。また、年齢構造が1993年と1997年で、分散構造が1994年と1998年で、それぞれよく似た構造を示していることから、ノコギリモク群落の更新の周期は、4～5年であることが示された。

上記のようなギャップ更新は、Fig. 29および35で示したように、大型藻体の密度が10個体 $m^2$ 以下に低

下した場合に認められ、目視観察では $20 \times 40 \text{cm}^2$ 以上の大きなギャップが形成され、ギャップ更新が開始されていた。これに対し、Fig. 35でみられるように、1995年を除き毎年、数個体の大型藻体が枯死流失し、数十個体の幼体が新規加入することから、1～2個体の大型藻体の枯死流失により、 $10 \times 10$ および $20 \times 20 \text{cm}^2$ 程度の小さなギャップが形成されたことによるギャップ更新も同時に起こっていた。

## 考 察

本章では、ノコギリモク群落の構造について、群落としての機能を最大限に発揮する群落構造を把握するとともに、群落の更新過程を明らかにすることを目的とした。層別刈り取りや永久方形枠内での観察による現存量と密度、立体的な構造としての生産構造、年齢形質を選定することによる年齢構造、および水平的な構造としての分散構造について、季節的あるいは経年的に解析した。

ノコギリモクの現存量は、成熟した主枝が枯死脱落する6月以降急激に減少し、8月に最小となった。4月から5月にかけて、新生した主枝が伸長するとともに、葉が展開し、翌年の3月まで増加した。それ以降、主枝の伸長や葉の展開がみられないもの、生殖器床の形成が始まり、現存量は緩やかに増加するため、5月には $1155.7 \text{g d.wt.m}^{-2}$ と最大値を示した。谷口・山田(1978)は、石川県飯田湾のノコギリモク群落の現存量の最大値が4月に $7074.6 \text{g d.wt.m}^{-2}$ を示したことを報告した。本研究を実施した山口県深川湾のノコギリモク群落の現存量の最大値は、飯田湾のそれに比べて約 $1/6$ と、かなり低い値であった。現存量が最大となる時期の個体密度は、深川湾の群落のほうが飯田湾のそれに比べて約3倍と高かった。しかし、深川湾の群落の高さは、飯田湾でのそれに比べて約 $1/2$ 、さらに、深川湾の本種の主枝数は、飯田湾でのそれに比べて約 $1/5$ であった。したがって、深川湾と飯田湾のノコギリモク群落の現存量の大きな差は、それぞれの湾での大型藻体のサイズが異なるためであり、この差異は群落が形成されている水深が前者で8m、後者で4

～6mと異なることに起因すると考えられる。

本研究では年齢構造の解析を行うにあたり、藻体を傷つけることなく水中で容易に測定が可能な年齢の基準となる形質を選定した。大型多年生藻類の年齢形質についての報告はコンブ科の藻類で多く、アラメでは、茎径(小島 1979)、茎から二叉する枝の長さ(谷口・加藤 1984)、茎長(前川・喜田 1984a)、カジメでは、茎径(岩橋 1968)、茎長 $\times$ (茎径)<sup>2</sup>(林田 1977)、茎長(前川・喜田 1984b)などが報告されている。また、アラメおよびカジメでは茎下部に形成される生長輪は年輪であることが確かめられている(林田 1977、前川・喜田 1984a, b)。一方、ホンラダワラ科では年齢の基準形質に関する研究は極めて少なく、ヤナギモクの付着器に形成される生長輪が年輪であることが報告されているに過ぎない(Yoshida 1960)。本研究では、付着器が円錐状のノコギリモクについても、付着器の内部にみられる生長輪が秋季に形成されることを確かめ、生長輪が年輪であることを明らかにした。しかし、群落の構造を経年的に解析するためには、群落内で生育する藻体の付着器を切断し、生長輪を数えることが適切でないことから、現場で容易に測定できる様々な形質を選び出し、生長輪数との相関関係を検討する必要があった。その結果、茎径は、生長輪数との関係をロジスティック曲線で表わすことができ、水中でもノギスで容易に測定できることから有効な年齢形質であるとみなすことができた。したがって、本研究では、茎径から年齢を推定し、年齢構造や分散構造の解析を経年的に実施することができた。

永久方形枠内の年齢構造の経年変化をみると、各年齢における個体数が不規則な場合と年齢が高くなるにつれて個体数が減少する場合の2つに分けることができた。Kain(1971, 1977)はコンブ科の *Laminaria hyperborea* 群落において年齢構造を解析し、生育する場所の環境条件によって年齢構造が異なることを報告した。すなわち、深所で群落を構成する場合の年齢構造は、多年齢群で構成され年齢の幅が大きく、各年齢における個体数が不規則になる。一方、波あたりの強い浅所では、年齢構造は多年齢群で構成されるものの、年齢の幅が比較的小さく、年齢群が高くなるにつれ

て個体数が急速に減少する傾向を示す。本研究では同一群落を長期にわたり追跡しているため、ノコギリモク群落における年齢構造の違いは、波あたりなどの環境条件の違いというよりは、むしろ群落床部での幼体、小型藻体および大型藻体の着生、生長、死亡の起こり方と、それら藻体間の相互作用によるものと考えられる。

ノコギリモク群落の更新は、林冠を構成する大型藻体が寿命や波浪などにより枯死流失し、その場所にある程度の大きさのギャップが形成されることにより開始すると考えられる。1995年のように、十数個体の大型藻体が枯死流失してできた $20 \times 40 \text{cm}^2$ 以上の比較的大きな面積のギャップでは、多量の幼体が加入する。したがって、ギャップ相での群落全体の分散構造はランダム分布を示す。その後、ギャップ内では幼体間で光をめぐる種内競争により藻体が枯死し、一方で残存した藻体はランダムに分布し、付着器と茎を発達させて越年し、約2年かけて大型藻体群へと生長する。この現象は群落の更新過程の建設相に相当し、群落全体の分散構造はギャップ相と同様にランダム分布を示した。1998年のように、大型藻体群が優占する群落では、主枝の萌出、伸長および脱落をほぼ1年周期で長年にわたり繰り返す、群落は安定的に維持される。しかし、この間でも、1~数個体の大型藻体が枯死流失し、 $10 \times 10$ および $20 \times 20 \text{cm}^2$ 程度の比較的小きな面積がランダムに形成される。この小ギャップ内では幼体が新たに加入し、その結果、成熟相での群落全体の分散構造は集中分布を示すことが考えられる。その他にも、群落床部の岩盤のわずか数cmほどの凹凸面が砂などの堆積により幼胚や幼体にとって着生し易い場所と付着し難い場所に分かれていたり、成熟可能な大型藻体を中心として幼胚が拡散し発芽する範囲が比較的小さいため、分散構造が集中分布を示すと考えられる。

海藻群落の更新過程を群落構造の面から明らかにした研究については、Maegawa and Kida (1991) が褐藻類コンブ科に属するカジメの群落で実施しているにすぎない。カジメ群落の分散構造は群落の更新過程に伴い変化し、ギャップ相では集中分布、建設相ではランダム分布、成熟相では規則分布することを報告し

た。本研究では、ノコギリモク群落の更新過程をカジメ群落と同様に3つの相に分けることができたが、更新過程に伴い変化する分散構造はカジメ群落と異なり、ギャップ相から建設相にかけてはランダム分布、成熟相では集中分布していた。ノコギリモクの群落更新は、カジメ群落と同様に大型藻体の枯死流失に伴うギャップの形成から始まる。しかし、ギャップの大きさは両者で異なり、前者では1~十数個体の大型藻体の枯死流失による $1 \text{m}^2$ 以下の面積であるのに対し、後者では数~数十個体による $\text{数m}^2 \sim \text{数十m}^2$ のかなり大きな面積である(前川 1999)。また、カジメ群落では大型藻体の sweep 効果、すなわち、波浪などで大型藻体の葉状部が大きく揺れ、それが群落床部を叩き、そこに発芽した幼体を流失させることが考えられる。したがって、カジメ群落の成熟相ではほぼ大型藻体のみで占められ、群落全体が規則分布を示す。一方、ノコギリモク群落においては、大型藻体が気胞により直立していることから、sweep 効果による幼体の流失はなく、成熟相では前述したように群落全体として集中分布を示す。

本研究で明らかにした山口県深川湾の水深8mのノコギリモク群落では、年齢構造が1993年と1997年、分散構造が1994年と1998年で、それぞれよく似た構造を示していることから、更新の周期は4~5年であることが考えられる。前述したカジメ群落では、更新の周期は3年であった(Maegawa and Kida 1991)。群落更新の周期はノコギリモク群落の方がカジメ群落よりも1~2年長い。これは、最大寿命がノコギリモクで約9年、カジメで5年(Maegawa *et al.* 1988)と、ノコギリモクの方が長いためであると考えられる。本種群落の更新過程や更新周期をより明確にするためには、今後も引き続き同地で調査を実施するとともに、生育地や水深が異なる地点においても実施する必要がある。

以上のことから、ノコギリモク群落の更新において、ギャップ相から建設相にかけては、ギャップ内で生き残るための幼体同士の種内競争が、成熟相においては、林冠を形成する大型個体群の周辺の群落床部および小ギャップ内では幼体や小型藻体の間で強い種内競争が

みられた。すなわち、ノコギリモク群落では、自己間引きのような密度依存的な作用である光をめぐる種内競争が常に起こっていることが示唆される。

本章では、ノコギリモク群落の垂直的、水平的な群落構造の季節的および経年的な解析により群落更新の実態が把握でき、群落の更新過程を規制する主な要因は群落内の光環境と、光をめぐる種内競争であることが示唆された。そこで、第3章では、群落内の光環境に着目して、群落の次世代を担う幼体の生育限界光強度を日補償光強度を求めることにより明らかにする。また、ノコギリモク群落の生産力を実測と数学モデルにより明らかにし、生産生態学な観点から考察していく。

### 第3章 生産生態

#### 緒言

生態系の中で一次生産者である植物は、生物生産の源となるエネルギーすなわち太陽放射を得て光合成により有機物を生産し生長する。そして、植物体はさらに高次の消費者に利用される。したがって、植物の個体の生長過程や群落構造の動態を基礎とした植物群落の生産力を明らかにすることは、生態系にとって大きな意義をもっている。

陸上植物群落の一次生産量を測定する方法としては、群落光合成理論に基づく数学モデル (Monsi und Saeki 1953)、現存量法 (Kira and Shidei 1967)、大型同化箱法 (Murata *et al.* 1968) などがある。現存量法は、収穫法あるいは積み上げ法とも呼ばれ、現存量の時間的変化を実測することによって植物群落の生長量を求め、これに基づいて純生産量を算出する方法である。大型同化箱法は、透明なアクリル板などで組み立てた大型の同化箱を群落に設置し、通気法により野外で直接その群落光合成を測定する方法である。Monsi und Saeki (1953) により開発された群落光合成理論は、層別刈り取り法によって群落内の葉の垂直的な分布構造とそれに対応した群落内の光分布を明

らかにし、さらに個葉の光合成—光曲線を組み合わせることによって、群落全体の生産量を導くものである。このモデルは、単に生産量を推定するためだけでなく、光合成生産における個体と群落との密接な関係を示している。すなわち、光合成の主要因である光に注目して、群落内の光分布が各葉層での受光強度と光合成活性を決定する「作用」(環境の生物への働きかけ)と、群落内の葉量分布が各葉層での遮光量と光の分布を決定する「反作用」(生物の環境への働きかけ)との相互依存関係について明らかにしている。

海洋における主要な一次生産者は、外洋域においては植物プランクトンであるが、沿岸域においては大型海藻である。植物プランクトンの生産量を測定する方法としては、現場法、擬似現場法などがある (有賀 1973)。これらは、明・暗ビンを用い、種々な深度や光環境下でインキュベートした後、 $O_2$  または  $^{14}C$  の測定から光合成や呼吸活性を調べ、生産量を求める方法である。このような方法による植物プランクトンの生産量に関する研究は、海域ごとの光環境の把握とともに進められてきた (Ryther 1969, 有賀 1973)。また、海中の光と光合成活性を基にしたモデル化による一次生産量の推定も行なわれている (Platt *et al.* 1977)

一方、大型海藻の生産量については、藻体に標識をつけ、ある期間ごとの葉状部の生長量や流失部位の量を基にして求める方法がある。このような方法はコンブ科の *Laminaria* 属の海藻で用いられた (Mann 1972)。また、アラメおよびカジメでは、標識した藻体から新生および脱落した側葉数を調べ、その変化と現存量から生産量を明らかにした (吉田 1970, Yokohama 1987)。一方、ホンダワラ科の海藻では、ヤツマタモク群落、ノコギリモク群落およびアカモク群落の生産構造の変化から枯死脱落量を求め、それを生産量として算出した (谷口・山田 1978, 谷口・山田 1988)。このように、大型海藻群落では、藻体の生長様式や現存量の実測に基づいて生産量が算出される場合がほとんどであり、陸上植物群落に比べると、その算出方法に関する研究も含めて、極めて少ないのが現状である。さらに、大型海藻における生産量を光合

成-光関係と群落内光環境からモデル化して推定する研究については、Jackson (1987) がジャイアントケルプ *Macrocystis pyrifera* で、大山 (1998) および Honda (1999) がカジメで実施しているに過ぎない。このうちカジメ群落における研究は、Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論に基づいたもので、大型海藻における生産力についての数学モデル化とその生物学的あるいは生態学的意義を明らかにするための研究がようやく始まったに過ぎない。この分野の研究が陸上植物に比べてかなり遅れている理由として、大型海藻群落では海水流動によってその葉群構造が大きく変化するため、群落内における光環境を正確に測定することが非常に困難であることが挙げられる。また、海中での作業は様々な面で制約される。このように、現実に測定が不可能、あるいは著しく困難な現象を解析する場合には、コンピューターを用いたシミュレーションが有効である。

ノコギリモク群落の更新については、大型藻体が流失しギャップが形成されると、そこに多くの幼体が出現することから、その過程はギャップ更新であり、その更新を規制する最大の要因としては光であることを第2章で示唆した。すなわち、ギャップ内に大量に出現する幼体同士、群落内で林冠を形成する大型個体とまわりの幼体や小型藻体との間での光をめぐる種内競争がある。また、群落床部のかなり低い光強度の下で、次世代を担う幼体が生き残るためには、生長の基礎となる光合成生産において補償点以上の光強度を受ける必要がある。このような観点から Maegawa *et al.* (1987, 1988) は、アラメとカジメの幼体の日補償光強度を明らかにし、その差から両種の垂直分布の違いについて明らかにした。

本章では、まず、ノコギリモクの次世代を担う幼体について、日射量の日変化と光合成および呼吸活性から1日あたり補償光強度を推定する。次に、幼体の生育する群落床部の光強度を実測し、実測値と推定値とを比較し、幼体が生存するための限界光強度を明らかにする。ノコギリモクは気胞により直立するため、陸上植物に近い立体構造を示すことを前章で明らかにした。そこで、ノコギリモク群落の年間純生産量および

1日あたりの純生産量については、層別刈り取り法による生産構造の月別変化から枯死脱落量を推定し、この値を基に現存量法を用いて求める。また、Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論をノコギリモク群落に適用し、日射量の日変化、海水および群落による光吸収、光合成および呼吸をパラメーターとして、群落の1日あたりの純生産量を推定するための数学モデルを作成する。このモデルから推定される純生産量と現存量法による純生産量とを比較し、本モデルの有効性について検討する。

## 材料と方法

### 1. 群落内光環境の測定

ノコギリモク群落床部の光分布の測定は、調査地点である山口県深川湾の水深8m (Fig. 6) の本種群落内 (Fig. 43a) で1998年5月27日に実施された。まず、群落内に1m×1mの方形枠を設置し、枠内の藻体の位置および茎径を測定し水中ノートに記録した。次に、群落床部の光分布を明らかにするために、光量子センサー (LI-COR LI-192S) を用いて枠内を20cm間隔のメッシュに区切り、メッシュの交点の計36点において測定した。また、ノコギリモク幼体が生育する限界光強度を明らかにするために、1998年4月から6月にかけて、発芽してから1年未満の (Fig. 21) 全長10cm以下、茎径3mm以下、葉数4~8枚の計99個体の幼体 (Fig. 43b) について生育する場所の光強度を測定した。いずれの場合も同時に、船上に設置した光量子センサー (同 LI-190) により、海面上の光強度を測定した。群落床部および海面上での測定値はパーソナルコンピュータ (IBM 380E) で1秒間に10回の間隔で記録された。

Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論を用いて生産力を推定する場合、葉群の吸光係数は重要なパラメーターのひとつである。ノコギリモク群落の葉群の吸光係数を求めるには、群落内の光強度の垂直分布の測定と層別刈り取りを行う必要がある。本研究では、1994年1月、3月、1998年1月および2月に、ノ



コギリモク群落内に50cm×50cmの方形枠を設置し、群落床部から20cm間隔で層別に光量子センサーを用いて測定した。船上では同時に、海面上の光強度を測定し、その値を群落内の測定値とともにパーソナルコンピュータで1秒間に10回の間隔で記録した。光強度の測定後、枠内の藻体をすべて刈り取り、第2章で記述した層別刈り取り法により生産構造図を作成した。

また、海水の吸光係数を求めるために、1993年6月から1998年5月にかけて毎月、調査海域において、海面直下、水深0.5mおよび水深1m以深では1m毎に海底まで光強度を測定した。船上では同時に、海面上の光強度を測定し、その値を群落床部の測定値とともにデータロガー(LI-COR LI-1000)に記録した。

## 2. 海面上の光強度の測定

海面上に到達する光強度については、光量子センサーおよびデータロガーを用いて、1997年1月から1998年6月にかけての群落内光強度の測定と同じ時期に、山口県下関市にある水産大学校(Fig. 6, N.F.U.)の建物の屋上で連続して測定した。この場所は、調査および採集地点から南西に約42km離れている。光強度は10分間隔で測定し、データロガーに記録した。

## 3. 光合成および呼吸測定

### 3.1 幼体の光合成および呼吸測定

ノコギリモク幼体の光合成および呼吸測定については、採集地点の群落内から材料を採集し、1998年5月に実施した。材料の幼体は、発芽してから1年未満の(Fig. 21)全長10cm以下、茎径3mm以下、葉数4~8枚の藻体(Fig. 43b)である。この幼体を付着器から丁寧に採集し、海水を満たしたクーラーボックスに入れ、直ちに水産大学校水産植物学研究室に運んだ。実験に使用する幼体の葉は、付着生物や傷がないものを選び、主枝から葉の基部を切断した。この切断による傷の影響を避けるために、葉を流海中に一晩浸した(Sakanishi *et al.* 1988)。

光合成および呼吸測定には大型藻体用に改良された差働式検容計(プロダクトメーター, Fig. 44)を用いた(横浜ら 1986, 横浜・前川 1988)。この装置の水槽(Fig. 44, w)に海水と試料が入った反応容器(同, R)と同量の海水のみが入った対照容器(同, C)

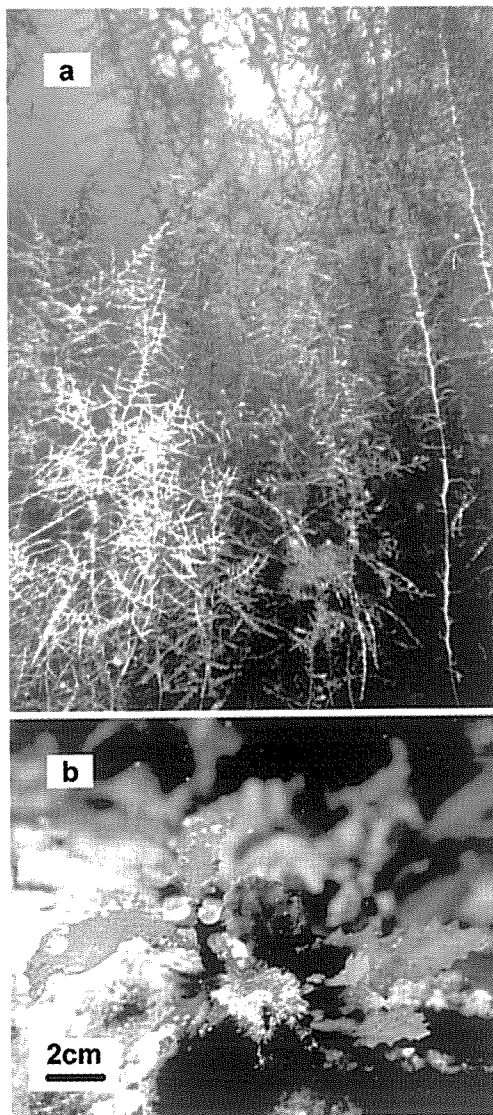


Fig. 43. Dense *Sargassum macrocarpum* population in mature season (a) and juvenile thallus (b) at a depth of 8 m in Fukawa Bay, Yamaguchi Prefecture.

をセットする。照射された反応容器内の試料が光合成により発生した  $O_2$  は、海水にほとんど溶け込まず、気層に放出される。また、反応容器と対照容器とは接続され（同、PT, RB, U）、一定の水温下で照射されているため、温度変化に伴う気圧変化を防ぐことができ、 $O_2$  の気層での容積の変化を正確に測定することができる（同、G1, G2）。

群落内の光環境は散乱光成分が多く、しかも光強度が低いことを考慮し、光合成の測定には、光源（Fig. 44, L）として白色蛍光灯（日立 パラライト27W）を用い、寒冷紗により光強度12.5, 25, 50  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  の3段階に調節した。光強度は光量子計（LI-COR LI-192S, LI-189）を用いて測定した。プロダクトメーターの反応容器および対照容器には容量約200 ml の組織培養用の培養フラスコ型容器を用いた。これらの容器にろ過海水を50mlずつ満たし、さらに葉を傷つけないように反応容器に入れ、両容器をプロダクトメーターに接続し、恒温水槽中の振盪機に固定した（Fig. 44, S）。最初の30分間は光強度50  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  で照射した後、ろ過海水を交換して、同じ葉を用いて50, 25, 12.5  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  の順に光合成測定を行なった。呼吸は光合成測定の後、実験室内を暗黒にして行なった。各光条件下での測定の前にはろ過海水を交換した。各測定には約30分間を要し、一連の測定には10:00から15:00までかかった。測定温度は採集時の海水温度にほぼ近い20°Cとした。この装置を用いた光合成および呼吸測定では、標準状態（0°C, 1気圧）における1時間あたりの酸素の放出量あるいは吸収量に換算して求めた。一連の測定の後、葉面積を測定し、単位面積あたりの酸素放出量あるいは吸収量を光合成速度あるいは呼吸速度として求めた。この幼体を用いた光合成および呼吸測定は4個体について行なった。

これらの測定結果および日射量の日変化から、幼体の1日あたりの補償光強度を求めた。さらに、この値と前述した群落床部で幼体が生育する場所の光強度の実測値とを比較検討し、幼体が生育する限界光強度を明らかにした。

### 3.2 藻体部位別の光合成および呼吸測定

大型のノコギリモク藻体では部位により光合成活性に差があると考えられる。そこで、1995年12月に全長約100cmの大型藻体を採集し、藻体上部（70~100cm）の葉、気胞および主枝と藻体下部（0~20cm）の葉を試料として、プロダクトメーターを用いて光合成および呼吸を測定した。光源には強い光強度を得るために白熱灯（Kondo 100V-300W）を装着したスライドプロジェクター（Elmo S-300）を用い、光強度をニュートラルフィルター（Toshiba TND-50, 25, 12.5）を組み合わせて調節し、光強度400, 200, 100, 50, 25, 12.5, 6.25  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  の順で変化させて、温度20°Cの下で光合成測定を行なった。その後、暗黒下での呼吸測定を行なった。一連の測定の後、乾重量を測定し、単位乾重量あたりの光合成速度あるいは呼吸速度を求めた。この藻体部位別の光合成および呼吸測定については3個体について行なった。

### 3.3 葉の光合成および呼吸測定

群落光合成理論（Monsi und Saeki 1953）では、光合成器官である葉の総光合成速度を基に組み立てられている。本研究では、ノコギリモクの葉の光合成および呼吸速度の測定を1998年2月に実施した。この時期の群落は、第1章で論じたように、主枝の伸長より葉の展開が著しい伸長期の後半にあたる。全長約180cmの大型藻体を採集し、次の4タイプの葉を試料とした。藻体上部（120~180cm）、中部（60~120cm）および下部（0~60cm）から採取した縁辺部が重鋸歯の葉、基部付近（0~10cm）から採取した縁辺部が浅い鋸歯の葉である。これらの葉の光合成および呼吸速度については、プロダクトメーターを用い、白色蛍光灯を光源として光強度を300, 150, 100, 50, 20, 10  $\mu E m^{-2} s^{-1}$  の順に変化させ、採集時の水温と同じ13°Cの下で測定した。その後、暗黒下での呼吸測定を行なった。一連の測定の後、葉面積を測定し、単位面積あたりの光合成速度あるいは呼吸速度を求めた。これらの測定は、全長がほぼ等しい3個体の大型藻体について

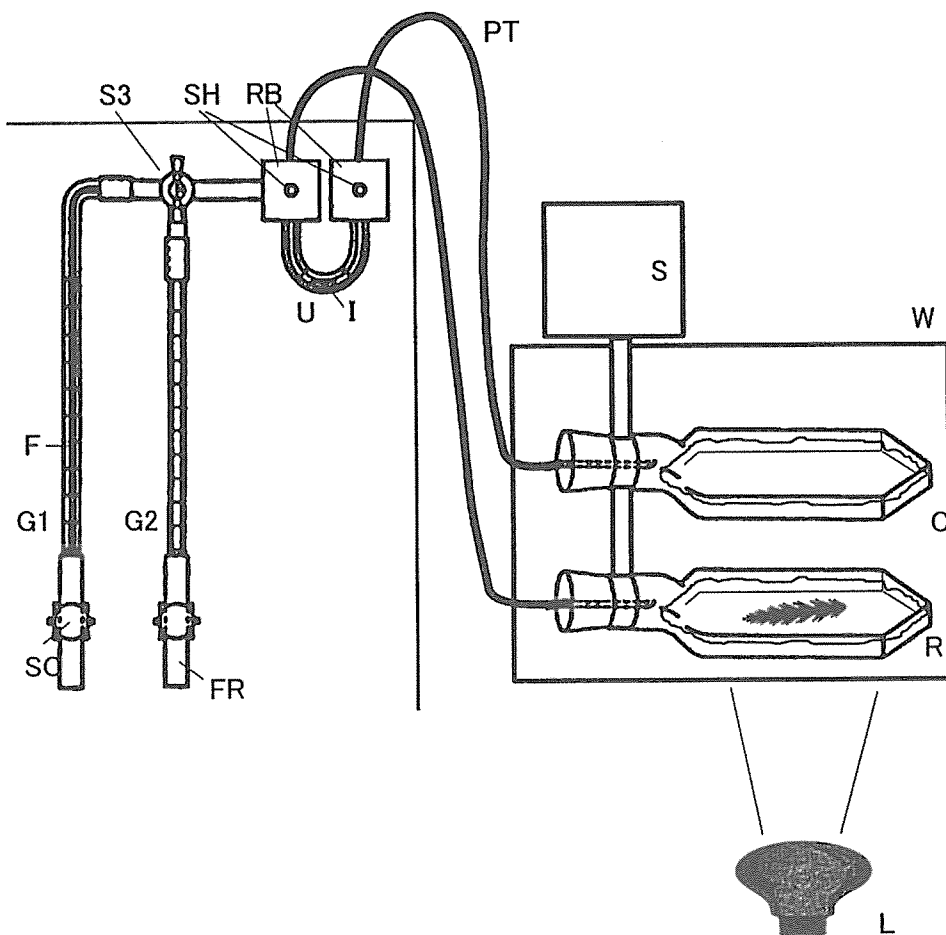


Fig. 44. A schematic diagram of Productmeter of large vessel type. R, reaction vessel containing sample and filtered seawater; C, compensation vessel containing the same amount of filtered water as in the reaction vessel; PT, plastic capillary tubes; RB, rubber blocks; SH, small holes; U, U-shaped capillary tube; I, index drop (kerosene containing 0.01-0.02% sudan black); S3, stopcock with 3-way; G1, graduated capillary tube (0.1ml); G2, graduated capillary tube (0.5ml); F, colored fluid (aqueous solution containing 2% invert soap such as benzethonium chloride and 0.01-0.02% eosine); FR, fluid reservoir; SC, screw clamp; W, water bath; S, shaker; L, light source.

それぞれ行なわれた。

#### 4. 生産力の実測

植物群落の純生産量を測定する方法のひとつとして、Kira and Shidei (1967) による現存量の実測を基にした現存量法がある。現存量法による植物群落の純生

産量の測定方法を模式的にFig. 45に示す。この図は、ある時間 $t_1$ から $t_2$ までの間に、ある植物群落の現存量に新しく加わった量と失われた量を模式的に表している。 $t_1$ の時点における現存量を $B_1$ とする (Fig. 45, 上段)。 $t_1$ から $t_2$ までの期間には、純生産量 $P_N$ が $B_1$ に加わるが (同, 中段左), その間に、 $B_1$ の一部分が枯死脱落と動物の被食により失われ、その量をそれぞ

れ  $S_B$  と  $G_B$  とする。また、同時に  $P_N$  の一部分も同様にして失われ、その量をそれぞれ  $S_N$  と  $G_N$  とする (同、中段右)。その結果、期間の終わりの時点  $t_2$  における現存量は  $B_2$  となる (同、下段左)。この  $B_2$  は、 $t_1$  の時点ですでに存在していた古い部分  $B_{2O}$  と、 $t_1$  から  $t_2$  までの期間形成された新しい部分  $B_{2N}$  からなっている (同、下段右)。一方、 $t_1$  から  $t_2$  までの期間の群落の生長量、すなわち現存量の増加分  $\Delta B$  は  $B_2$  と  $B_1$  の差であるから、その値は  $B_{2N}$  でなく、 $B_{2N}$  から  $S_B$  と  $G_B$  に相当する量を差し引いた量に等しいことになる (同、下段中)。

したがって、 $t_1$  から  $t_2$  までの期間における純生産量  $P_N$  は次の 2 つの方法がある。

$$P_N = \Delta B + S + G \quad (\text{方法 I})$$

$$P_N = B_{2N} + S_N + G_N \quad (\text{方法 II})$$

ここで、 $\Delta B = B_2 - B_1$ 、 $S = S_B + S_N$ 、 $G = G_B + G_N$  である。

方法 I では、 $t_1$  と  $t_2$  の 2 回、現存量  $B_1$  と  $B_2$  を測定し、その差である  $\Delta B$  を求め、この間の枯死脱落量  $L$  と被食量  $G$  を求めて、それぞれ合計する。この場合には、 $L$  と  $G$  はいずれも新旧の部分に分ける必要がない。一方、方法 II では、その期間の終わりの  $t_2$  に 1 度だけ現存量の測定を行ない、そのうちの新しく作られた部分の量  $B_{2N}$  を求める。これに、その期間に新生した部分の枯死脱落量  $S_N$  と被食量  $G_N$  を合計する。この場合には、 $S_N$  と  $G_N$  をそれぞれ  $S_B$  と  $G_B$  から区別して測定する必要がある。

多年生の草本群落では、植物体を地上部と地下部に分け、さらにそれらを新器官と旧器官に分けて現存量やそれらの季節変化を把握するなど、植物体の生長様式を十分考慮した上で、方法 II による純生産量の算出を試みている (Mutoh *et al.* 1978)。本研究では、ノコギリモクの生長様式について第 1 章で詳しく調べ、当年新生した主枝と前年に萌出した主枝の 2 つのタイプに分けること可能で、新生主枝は越年する茎から萌出し、約 1 年かけて伸長し、成熟後直ちに脱落することを明らかにした。したがって、本研究では、ノコギリモク群落の純生産量を方法 II による現存量法を採用した。この方法では枯死脱落量と被食量を正確に求め

る必要がある。

ノコギリモク群落の枯死脱落量については、Midorikawa (1959) による生産構造図の変化から求める方法を採用した。この方法の測定原理について模式的に Fig. 46 に示す。草本植物では一般に上方に伸長し、葉を展開するため、下方の葉から順次枯死脱落する。 $t$  の時点における群落の生産構造 a が、ある期間経過した  $t'$  の時点には植物体の伸長とともに葉を展開し、生産構造 b に変化する。この間、植物体は上方部で伸長し、すでに葉の展開を完了したような下方ではほとんど伸長しない。そのため、生産構造図で示される葉の現存量の垂直分布の中心は、常に群落の発達に伴って上方に移動し、下方の葉の現存量が減少する。したがって、ある一定期間をおいて測定された 2 つの生産構造図を重ね合わせ、群落下層のその期間中に減少した点線部分の量が枯死脱落量に相当する (Fig. 46,  $\Delta S$ )。また、生長による増加量は斜線部分の量に相当する (Fig. 46,  $\Delta B_F + \Delta B_C$ )。ノコギリモクは、生長点が主枝の先端にあり (Yoshida *et al.* 1983)、上方に伸長するとともに、葉を展開することから、本研究では Midorikawa (1959) の方法が利用できるものとして枯死脱落量の推定を試みた。

一方、本研究では、ノコギリモクの被食量については無視できるものと仮定した。この理由として、調査海域にはアワビ、ウニ、サザエなどの植食動物が生息するが、生息密度が比較的低いため (角田・水津 1994)、被食量が少ないものと思われる。さらに、本調査地点においてはノコギリモク群落の周辺に点在するアラメやクロメが被食圧の大部分を吸収し、ノコギリモクが被食される可能性は極めて小さいと判断した。また、ノコギリモクを含めて海藻群落における動物による被食量を正確に推定する方法は確立されていないのが現状である。

ノコギリモク群落における現存量法による生産量の算出は以下の方法で行なった。採集地点において 1993 年 6 月から 1994 年 7 月までの毎月 1 回、50cm × 50cm 方形枠により刈り取られた 2 枠分の藻体について層別刈り取りを実施し、生産構造図を作成した。枯死脱落量は連続する月の生産構造図を重ね合わせ、その差が

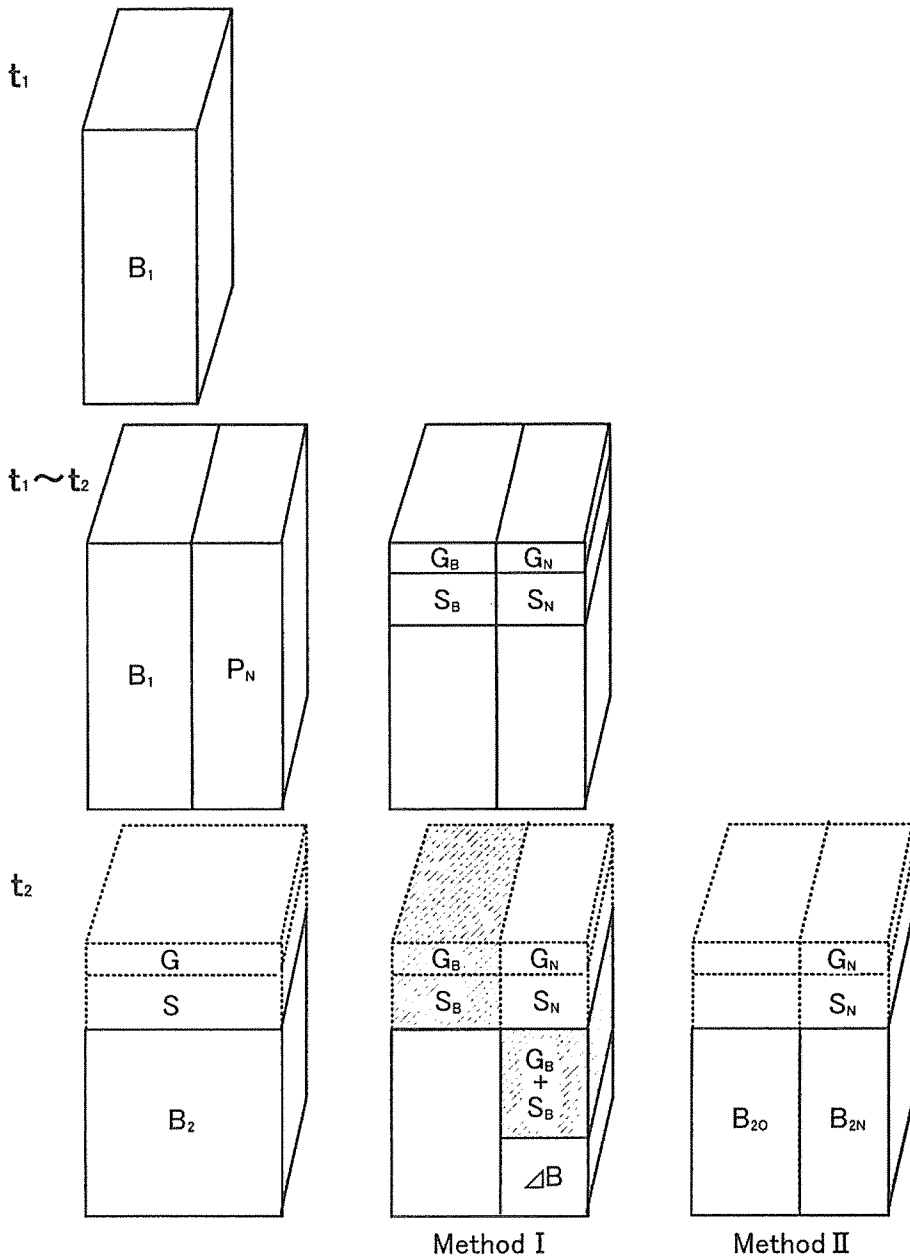


Fig. 45. Schematic diagrams of additions to and losses from the biomass in a plant population during a specified period from  $t_1$  to  $t_2$ .  $B_1$ , initial biomass at  $t_1$ ;  $B_2$ , biomass at  $t_2$ ;  $\Delta B$ , increment of biomass ( $B_2 - B_1$ );  $B_{2O}$ , biomass of old component at  $t_2$ ;  $B_{2N}$ , biomass of new component at  $t_2$ ;  $P_N$ , net production;  $G_B$ , loss by grazing for  $B_1$ ;  $S_B$ , loss by shedding for  $B_1$ ;  $G_N$ , loss by grazing for  $P_N$ ;  $S_N$ , loss by shedding for  $P_N$ ;  $G$ , total loss by grazing for  $B_1$  and  $P_N$ ;  $S$ , total loss by shedding for  $B_1$  and  $P_N$ .

ら求めた。この月間枯死脱落量を1年間にわたり積算し、残存する部位の現存量を加えて、ノコギリモク群落の年間純生産量とした。また、葉、主枝、生殖器床の各部位の生長曲線を作成し、各部位の1ヶ月間の差を測定期間の日数で割り、1日あたりの純生産量を月別に求めた。

5. 生産力モデルの作成

Monsi und Saeki (1953) は、陸上植物群落において群落内の葉量と光の分布および1枚の葉の光合成-光曲線から群落の総光合成量を算出するための数学モデルを導いた。その後、このモデルは、日射量の日変化 (Saeki 1960) や、水草の群落 (Ikushima 1970) においては水深を考慮するなど、群落の特徴と環境条件に応じて部分的に修正や改変がなされてきた。本研究では、このモデルを基本として、ノコギリモク群落に応用するために、海面に達する日射量の日変化と海水による光の減衰を考慮し、ノコギリモク群落の生産力の推定を試みた。その手順をFig. 47に示し、以下に説明する。

まず、海面に到達する光強度は日の出からの時刻、天候や季節により変化する。そのため、光強度を一般

化するための数式を作成する (Fig. 47, A)。次に、調査海域の水深別光強度の測定から海水の吸光係数を求めるとともに、生産構造および群落内の光分布から葉群の吸光係数を求めた。これらの係数を基に群落内の任意の高さの葉が単位面積あたりに吸収される光強度を推定する (Fig. 47, B)。最後に、葉の光合成および呼吸測定による光合成-光関係を Tamiya (1951) の式に近似させる (Fig. 47, C)。これらを、Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論に基づく数学モデルに当てはめ、ノコギリモク群落の1日、1m<sup>2</sup>あたりの純生産量を推定する (Fig. 47, D)。なお、本研究では、海面上の日射の日変化は1997年1月から12月に、海水の吸光係数は1993年6月から1998年5月にかけて、葉群の吸光係数は1994年1月、3月、1998年1月および2月に、葉の光合成および呼吸活性は1998年2月にそれぞれ測定した値をパラメーターとして純生産量を推定する。

結 果

1. 幼体の生育光強度と日補償光強度

1998年5月におけるノコギリモクの群落床部の光分

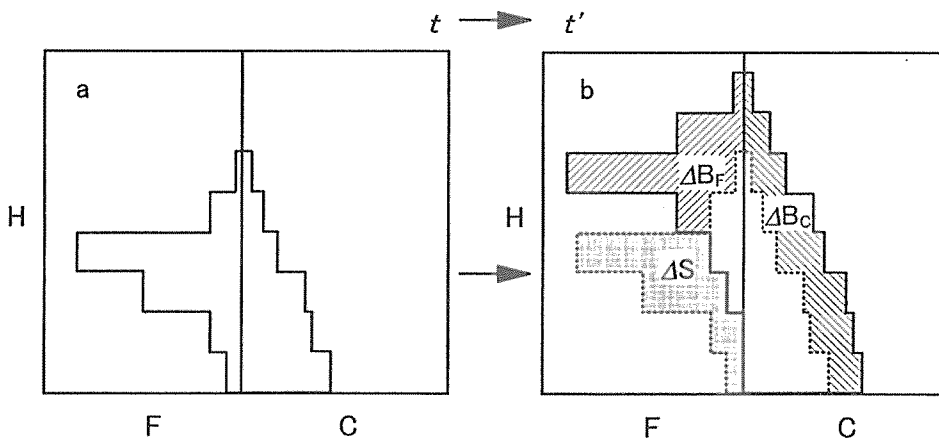


Fig. 46. Schematic diagrams for estimating the loss of thalli by Midorikawa (1959). F, weight of leaves ; C, weight of main branches ; H, height of population ; a, the productive structure at a certain time  $t$  ; b, the productive structure at  $t'$  after a certain period time. Broken line represent the productive structure at  $t$ .  $\Delta S$ , loss of leaves by shedding ;  $\Delta B_F$ , increment of leaves ;  $\Delta B_C$ , increment of main branches ( $\Delta B_F$ ).

布と生育する個体の分布状況をFig. 48に示す。群落床部における海面に対する相対光強度の分布範囲は0.4~3.6%であった。大型藻体が密に生育する場所の相対

光強度は1%以下に低下する。茎径3mm以下の幼体は、相対光強度1%以下の場所には生育せず、1.5%以上の場所に生育していた。したがって、ノコギリモク

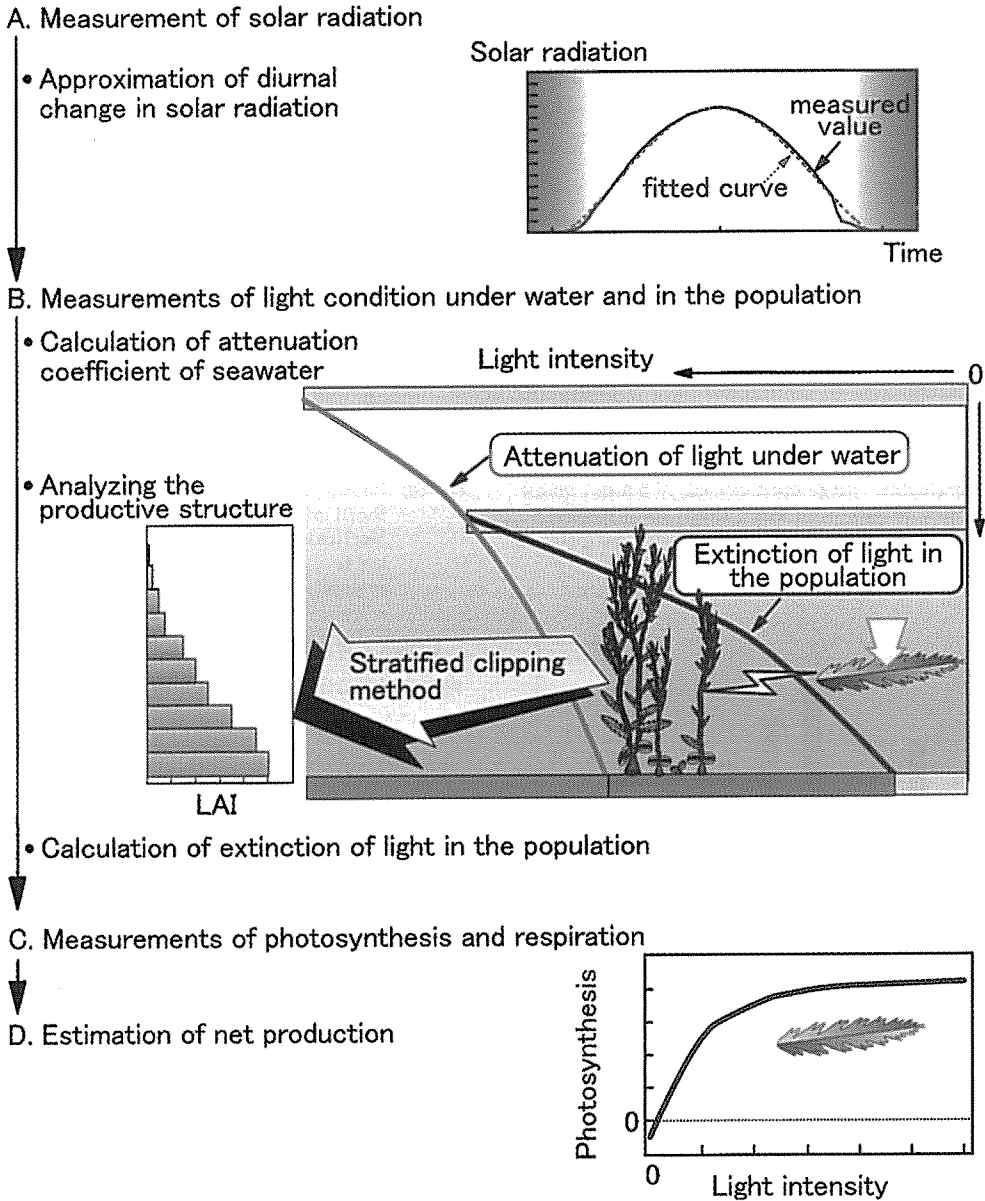


Fig. 47. Experimental procedure for estimation of net production of the *Sargassum macrocarpum* population.

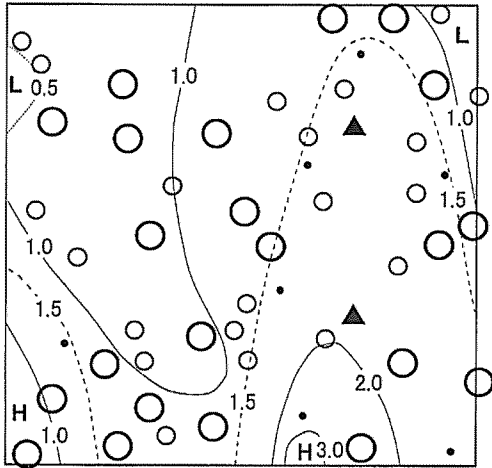


Fig. 48. Distribution of the relative light intensity (% to the surface water value) and *Sargassum macrocarpum* thalli on the community floor in May 1998. Circle size indicates the stem diameter. large open circles, > 5 mm; small open circles, 3 - 5 mm; small solid circles, < 3 mm; closed triangle, other *Sargassum* species; H, higher; L, lower.

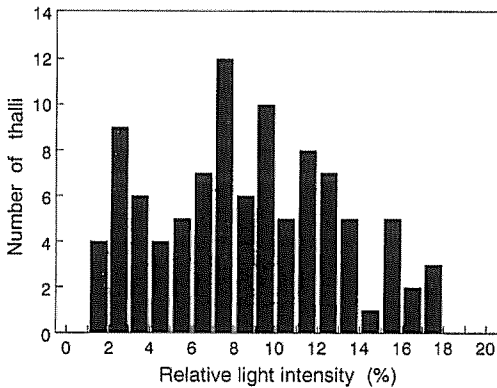


Fig. 49. Frequency distribution of the relative light intensity at growing points of juvenile *Sargassum macrocarpum* measured from April to June 1998.

幼体が生存し、生長することができる生育限界光強度は海面に対して1.0~1.5%の範囲にあると考えられた。このように、発達した群落内では幼体が群落床部のかなり低い光強度の下で生育していることがわかった。

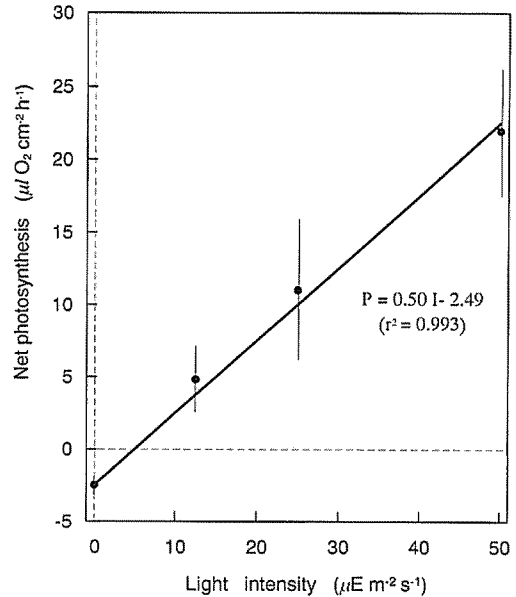


Fig. 50. Photosynthesis-light relationship for juvenile thalli of *Sargassum macrocarpum* at 20 °C. Vertical bars indicate 95% confidence limits.  $n=4$ . P, net photosynthesis; I, light intensity.

1998年4月から6月にかけて幼体99個体について生育する場所の光強度を測定し、海面に対する相対光強度の頻度分布をFig. 49に示す。幼体が生育していた場所の最も低い相対光強度は1.4%であった。この値は前述した群落床部の光分布から求めた生育限界光強度1.0~1.5%の範囲内にあった。大型藻体が濃密に生育する群落床部の相対光強度は1%未満となり、幼体の生育がみられなかった。相対光強度が5%以上の場所は、群落内でギャップが形成される場所であるため、そこに数多くの幼体が生育していた。

幼体の葉の単位面積あたりで表わした光合成-光関係を図50に示す。光合成速度は光強度0~50  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ の範囲で光強度が高まるにつれて直線的に増加した。呼吸速度(R)は $2.49 \pm 0.37 \mu\text{l O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$  (平均値 $\pm$ 95%信頼限界)であった。光合成速度(P,  $\mu\text{l O}_2 \text{cm}^{-2} \text{h}^{-1}$ )と光強度(I,  $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )との関係は、次の直線式で表わすことができた。

$$P = 0.50 I - R, (r^2 = 0.993)$$



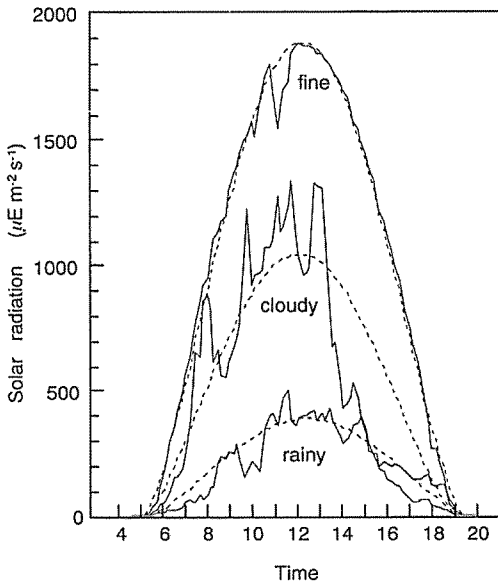


Fig. 51. Diurnal changes in solar radiation on fine, cloudy and rainy days. The broken lines show the fitted sine curves. fine,  $I_0 = 1885 \times \sin^{1.4}(\pi t/D)$ ; cloudy,  $I_0 = 1050 \times \sin^{1.4}(\pi t/D)$ ; rainy,  $I_0 = 390 \times \sin^{1.4}(\pi t/D)$ ;  $I_0$ , solar radiation ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ ) at a given time  $t$  after sunrise;  $D$ , length of daytime.

この式から、ノコギリモク幼体の光補償点は  $4.98 \mu E m^{-2} s^{-1}$  と計算できた。

次に、海面上に到達する晴天 (1998年5月27日)、曇天 (同年6月1日) および雨天 (同年6月9日) における日射量の日変化をFig. 51に示す。晴天、曇天および雨天ともに天候に関わらず、日の出から  $t$  時間後の日射量 ( $I_0, \mu E m^{-2} s^{-1}$ ) は、次式のサインカーブでほぼ近似させることができた。

$$I_0 = I_{max} \sin^{1.4}(\pi t/D)$$

ここで、 $I_{max}$  は南中時の最大光強度 ( $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )、 $D$  は日長 (h) である。

この研究が行なわれた1998年4月から6月までの晴天と平均的な日の最大光強度および日長をTable 4に示す。この期間における平均的な日の最大光強度 ( $I_{max}$ ) は  $1182.4 \mu E m^{-2} s^{-1}$  で、晴天の日の約60%であった。また、日長の平均値は13.7hであった。

幼体が生育する場所の光強度 ( $I, \mu E m^{-2} s^{-1}$ ) における幼体の葉の総光合成速度 ( $P_g, \mu l O_2 cm^{-2} h^{-1}$ ) は、次の式で表わすことができる。

$$P_g = 0.50I.$$

ここで、海面上の光強度 ( $I_0$ ) に対する生育場所の光強度 ( $I$ ) の相対値 ( $Z$ ) を、

$$Z = I/I_0.$$

で表わすと、日の出から  $t$  時間後の総光合成速度 ( $P_g$ ) は、

$$P_g = 0.50 Z I_{max} \sin^{1.4}(\pi t/D).$$

よって、日総生産量 ( $Q_g, \mu l O_2 cm^{-2} day^{-1}$ ) は、

$$Q_g = \int_0^D \{0.50 Z I_{max} \sin^{1.4}(\pi t/D)\} dt, \\ \approx 0.90 Z I_{max} D/\pi.$$

したがって、日純生産量 ( $Q_n, \mu l O_2 cm^{-2} day^{-1}$ ) は、24時間分の呼吸量を差し引いて、

$$Q_n \approx 0.90 Z I_{max} D/\pi - 24R, \quad (1.1)$$

と、表わすことができた。

この式は、光に関する3つのパラメーター、すなわち生育場所の相対光強度 ( $Z$ )、南中時の最大光強度 ( $I_{max}$ ) および日長 ( $D$ ) によって表わすことができる関数である。

日純生産量 ( $Q_n$ ) と最大光強度 ( $I_{max}$ ) との関係は、

Table 4. The maximum solar radiation ( $I_{max}$ ) on fine and average days, and the mean length of daytime from April to June 1998, at Shimonoseki in Yamaguchi Prefecture.

Month	$I_{max} (\mu E m^{-2} s^{-1})$		Length of daytime (h)
	fine day	average day	
April	1770.0	1096.4	13.0
May	2041.0	1375.0	13.9
June	2107.0	1075.7	14.2
Mean	1972.7	1182.4	13.7

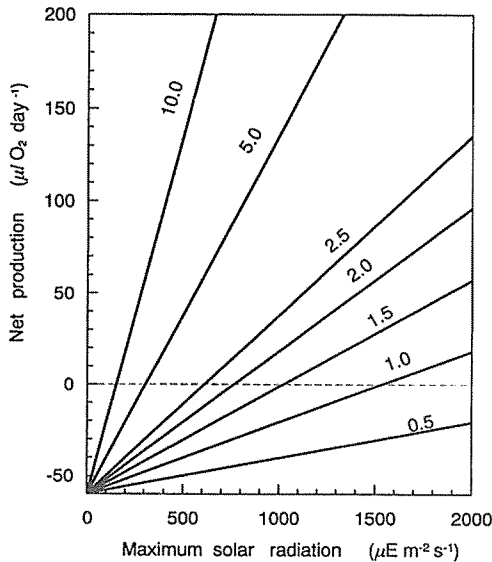


Fig. 52. Relationships between the daily net production and the maximum PAR of daytime for juvenile thalli of *Sargassum macrocarpum* in relation to different relative light intensities (values on the line).

生育場所の相対光強度 ( $Z$ ) 別に計算し, Fig. 52に示す。日長 ( $D$ ) は, 1998年4月から6月の平均値の13.7 hを代入した (Table 4)。最大光強度 ( $I_{max}$ ) は, 天候によって変化する値で, 例えば, 本研究が行なわれた時期の  $I_{max}$  は雨天日の  $390 \mu E m^{-2} s^{-1}$  から晴天日の  $1973 \mu E m^{-2} s^{-1}$  の範囲にある。Fig. 52に示された破線は, (1.1) 式において1日の光合成による酸素発生量と呼吸による酸素の消費量が等しくなる  $Q_n = 0$  の時の相対光強度  $Z$  を表わしている。すなわち, 幼体の日補償光強度 ( $Z_c$ ) であり, 次の式で表わすことができた。

$$Z_c = (24\pi R) / (0.90 I_{max} D), \quad (1.2)$$

したがって, 幼体の日補償光強度は, 測定期間中の平均的な最大光強度  $I_{max}$  である  $1182.4 \mu E m^{-2} s^{-1}$  (Table 4) を (1.2) 式に代入して算出でき, 海面上に対する相対光強度で約1.3%であった。この値は, 群落床部でノコギリモク幼体が生育する相対光強度の最低値の1.4% (Fig. 48, 49) とほぼ一致した。したがって, ノコギ

リモク幼体が生育する限界の光強度は約1.3%と考えられる。

## 2. 現存量法による生産量

### 2.1. 生産構造の月別変化

ノコギリモク群落の生産構造における1993年6月から1994年7月にかけての月別変化をFig. 53に示す。1993年6月には, 茎から新生した短い主枝と, 前年に伸長し生殖器床を形成した長い主枝が混在していた。その後, 成熟した長い主枝は9月までにすべて流失した。また, 1994年の4月から6月には, 新たに萌出した主枝と1993年に伸長した主枝が混在していた。Fig. 53の生産構造図は, 1993年度に新生し伸長した主枝と, それらから展開した葉や生殖器床および茎部について作成したもので, 1992年度および1994年度に萌出, 伸長した主枝部分については示していない。なお, 当月の生産構造は実線で表わし, 前月の生産構造図を破線で表わし, 同じ生産構造図上に重ね合わせて示している。Fig. 46に示したように, 前月の生産構造図と比べて減少した部分が枯死脱落部分であることを示している。

1993年6月から1994年3月にかけては, 主枝が伸長するにつれて, 葉および主枝の乾重量が次第に増加した。この時期までに群落の下層 (0~60cm) における葉と主枝の枯死脱落量はわずかであった。また, 1994年3月には葉および主枝の乾重量がそれぞれ  $431.3 g m^{-2}$  および  $642.6 g m^{-2}$  と最大となり, 群落の中~上層 (60~180cm) では生殖器床が形成し始めた。生殖器床の乾重量は, 3月から5月にかけて急激に増加し, 6月には  $262.7 g m^{-2}$  と最大となり, この月の群落の現存量の34.1%を占めた。葉は4月から群落下層で枯死脱落し始め, 5月から6月にかけて全層ですべて枯死脱落した。主枝と生殖器床は6月から7月にかけて全層で急激に枯死脱落した。一方, 越年する茎の乾重量は  $27.3 \sim 42.3 g m^{-2}$  の範囲であったが, 明瞭な季節変化はみられなかった。

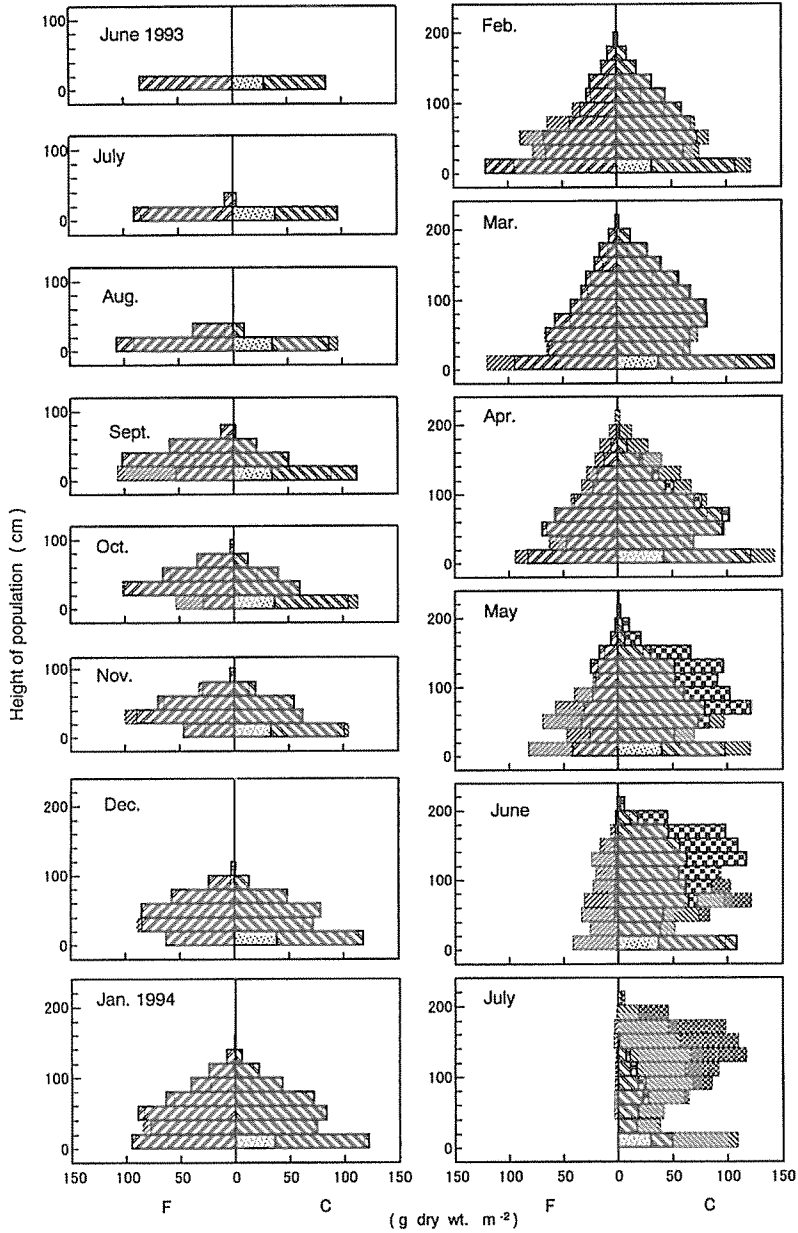


Fig. 53. Monthly changes in productive structures of the *Sargassum macrocarpum* population from June 1993 to July 1994. Diagrams show only branches which have sprouted in 1993, and show only the long and mature branches from April to July 1994. F, dry weight of leaves; C, dry weight of stems, main branches and receptacles. Solid lines represent the data observed during the given month, and broken lines represent the data observed during the preceding month. ▨, leaves; ▩, loss of leaves; ▧, main branches; ▦, loss of main branches; ▣, receptacles; ▤, loss of receptacles; ▥, stems.

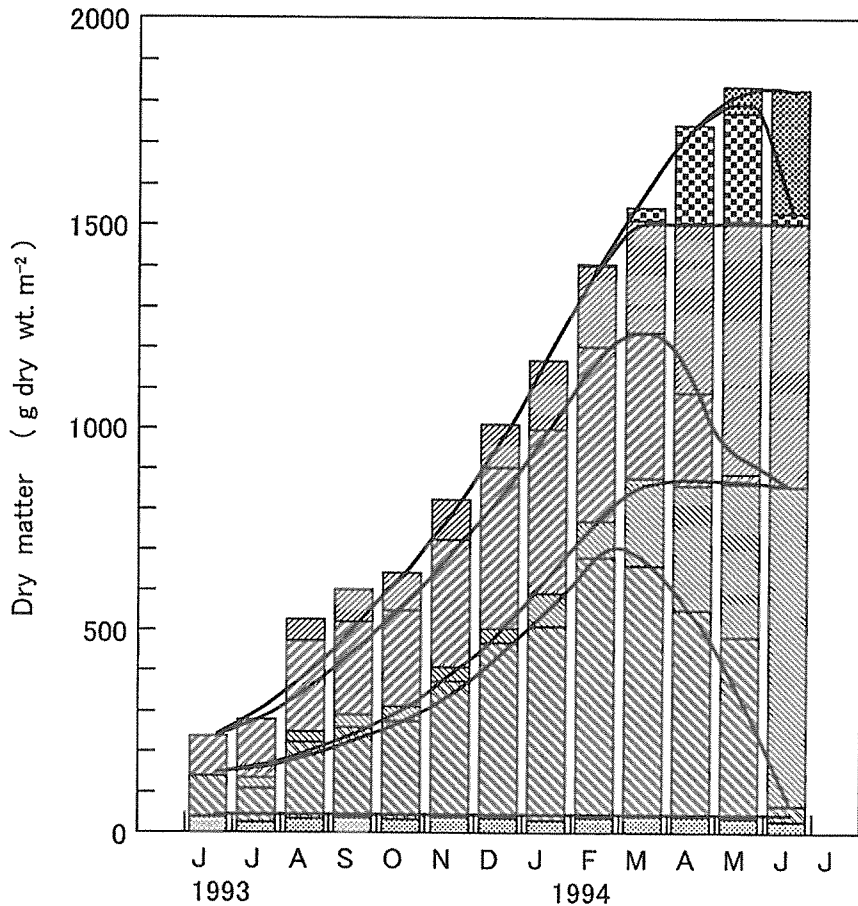


Fig. 54. Monthly changes in dry weight of each live organ and their cumulative amount of loss. Solid lines represent the growth curve of each part. Patterns on bar are the same to those in Fig. 53.

## 2. 2. 純生産量

ノコギリモク群落における各部位の乾重量と積算した枯死脱落量の月別変化をFig. 54に示す。各部位の枯死脱落量は生産構造図の月別変化 (Fig. 46, 53) から求めた。

ノコギリモク群落の年間純生産量は1993年6月から1994年6月までの1年間について求めた。測定開始時の1993年6月には茎、新生した主枝および葉を合わせた現存量は236.9g d.wt.m<sup>2</sup>であった。主枝の伸長や葉の展開が終了した1年後の1994年6月には、茎、主

枝、葉および生殖器床を合わせた現存量は769.4g d.wt.m<sup>2</sup> (Fig. 45, B<sub>2N</sub>) であった。この間における各部位の枯死脱落の積算値は1067.6g d.wt.m<sup>2</sup> (Fig. 45, S<sub>N</sub>) であった。したがって、生産量は、主枝の伸長や葉の展開が終了した1994年6月の現存量である769.4g d.wt.m<sup>2</sup>と、年間の積算枯死脱落量である1067.6g d.wt.m<sup>2</sup>とを合計した1837.0g d.wt.m<sup>2</sup>となる。しかし、この量には1993年6月までにすでに新生していた主枝や葉の現存量が含まれているため、1994年6月までの生産量から1993年6月の現存量を差し引いた値である1600.1g d.wt.m<sup>2</sup>をノコギリモク群

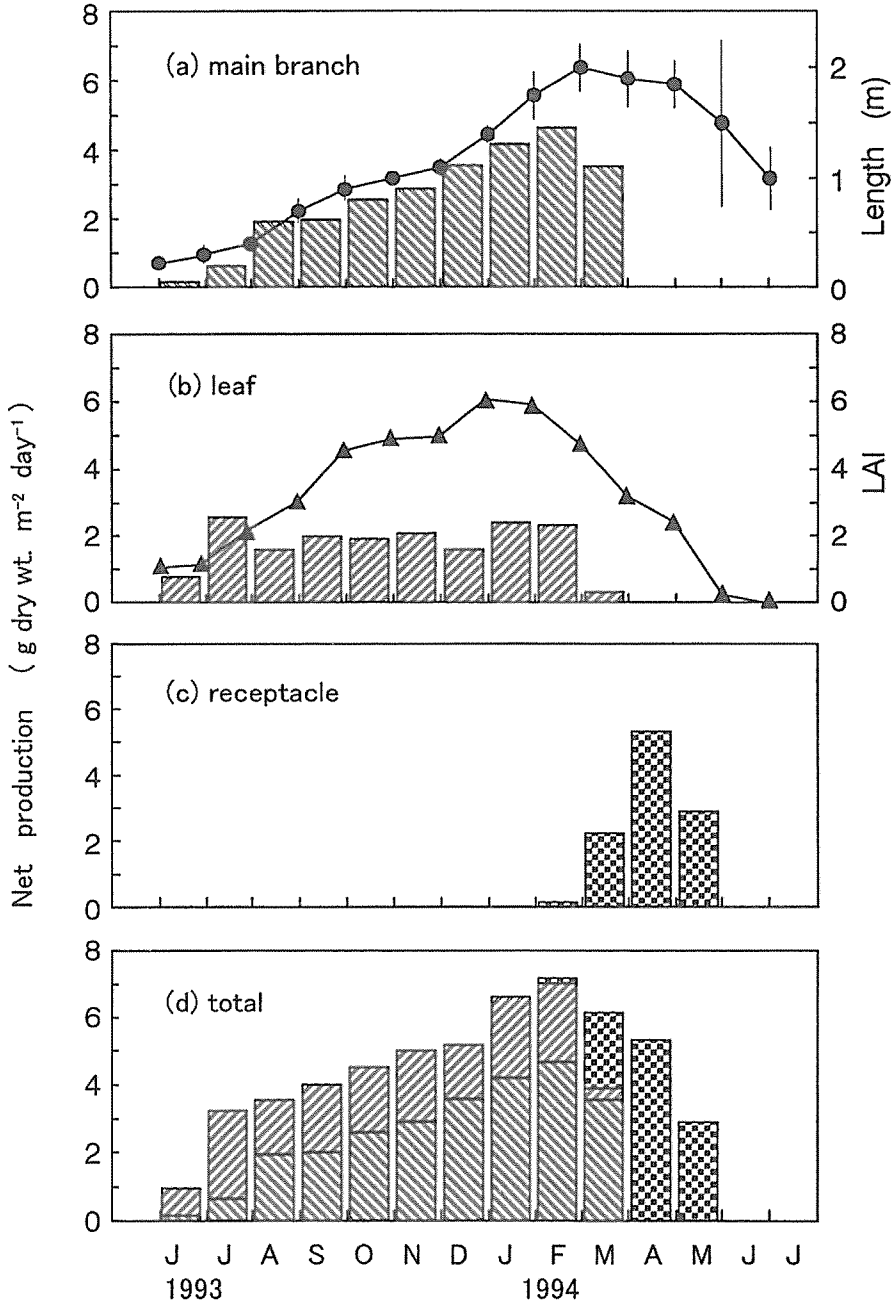


Fig. 55. Monthly changes in daily net productions of main branches (a), leaves (b), receptacles (c) and total organs (d) of the *Sargassum macrocarpum* population. Closed circles represent monthly changes of the main branch length (a) and closed triangles represent monthly changes of leaf area index, LAI (b). Patterns on bar are the same to those in Fig. 53.

落の年間純生産量とした。

Fig. 54の実線で示した各部位の生長曲線から1日あたりの純生産量を求め、その月別変化をFig. 55に示す。1日あたりの純生産量は、生長曲線から1ヶ月間の純生産量の差を読み取り、その間の日数で割ることにより求めた。

主枝の日純生産量と主枝長の月別変化をFig. 55(a)に示す。主枝の純生産量は1993年6月から1994年3月にかけて主枝の伸長とともに次第に増加した。2月から3月にかけては主枝の純生産量が $4.67\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ と最大を示した。その後、主枝の生産量は主枝長とともに急激に減少し、4月以降、主枝の純生産量は全く認められなかった。

葉の日純生産量と葉面積指数(LAI)の月別変化をFig. 55(b)に示す。葉の純生産量は、1993年6月から7月にかけて $1\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ 以下と低かったが、7月から1994年3月にかけては $1.61\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ から $2.58\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ の範囲内で、LAIが増加するにも関わらず、ほとんど一定の値を示した。これはこの間、葉が毎月ほぼ同じように展開し、生長による増加量がほぼ一定であるものの、葉の枯死脱落量が極めて少ないためと考えられる。しかし、3月から4月にかけては葉の純生産量はLAIとともに急激に減少し、その後、純生産量は認められなかった。

生殖器床の日純生産量の月別変化をFig. 55(c)に示す。主枝の伸長が止まり、さらに葉の展開がほぼ終了する1994年2月から3月にかけて、生殖器床の形成が始まった。この時期の生殖器床の純生産量は、 $0.17\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ と低い値であった。その後、生殖器床の純生産量は増加し、4月から5月にかけて $5.33\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ で最大値を示した。生殖器床の純生産量は5月から6月にかけて $2.90\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ とやや減少した。6月には雌性生殖器床上で卵や幼胚が観察されたが、それ以降、生殖器床の純生産量は認められなかった。

各部位を合計したノコギリモク群落全体の日純生産量の月別変化をFig. 55(d)に示す。群落の純生産量は1993年6月から7月にかけて $0.97\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ で、葉による純生産量が大部分を占めた。その後、群落の

純生産量は主枝の伸長に伴い増加し、1994年2月から3月にかけて $7.17\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ で最大値を示した。3月以降、群落の純生産量は減少し、4月から6月にかけては生殖器床による純生産量だけで占められた。6月以降は群落の純生産量が認められなかった。

第1章では、大型藻体の生長の季節変化について4つの時期に分けて考察した。この生長様式に各部位の純生産量の季節変化を考慮し、Fig. 56に示す。萌出期(sprouting period)には、主枝はまだ短いものの葉は大きく展開するため、葉の純生産量は主枝のそれよりも高い。その後伸長生長期(straight growth period)に入ると、葉の純生産量は一定であるが、主枝の伸長とともに群落全体の純生産量は次第に増加する。肥大生長期(thickening growth period)には生殖器床の生産量が増わり、肥大期後半から成熟期(matured period)にかけては、葉や主枝の純生産量が全く認められず、生殖器床だけの純生産量が認められた。このように、ノコギリモクの主枝の伸長、葉の展開および生殖器床の形成といった生長や成熟の季節変化と各部位の生産量の季節変化とはよく一致していることが認められた。

### 3. 生産力モデル

ノコギリモク群落の生産力を推定するための数学モデルは、Monsi und Saeki (1953)の群落光合成理論を基本に作成した。

#### 3.1 海面上の光強度

海面上の光強度の日変化は、天候に関わらず、サインカーブでほぼ近似させることができた(Fig. 51)。また、1997年における月別に平均した海面上の光強度( $I_0$ )の日変化も次式のように同じサインカーブでほぼ近似させることができた。

$$I_0 = I_{max} \sin^{1.4}(\pi t/D), \quad (3.1)$$

ここで、 $I_{max}$ は南中時の最大光強度( $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )、 $D$ は日長(h)、 $t$ は日の出からの時間(h)である。

この(3.1)式から計算された、1997年における平均

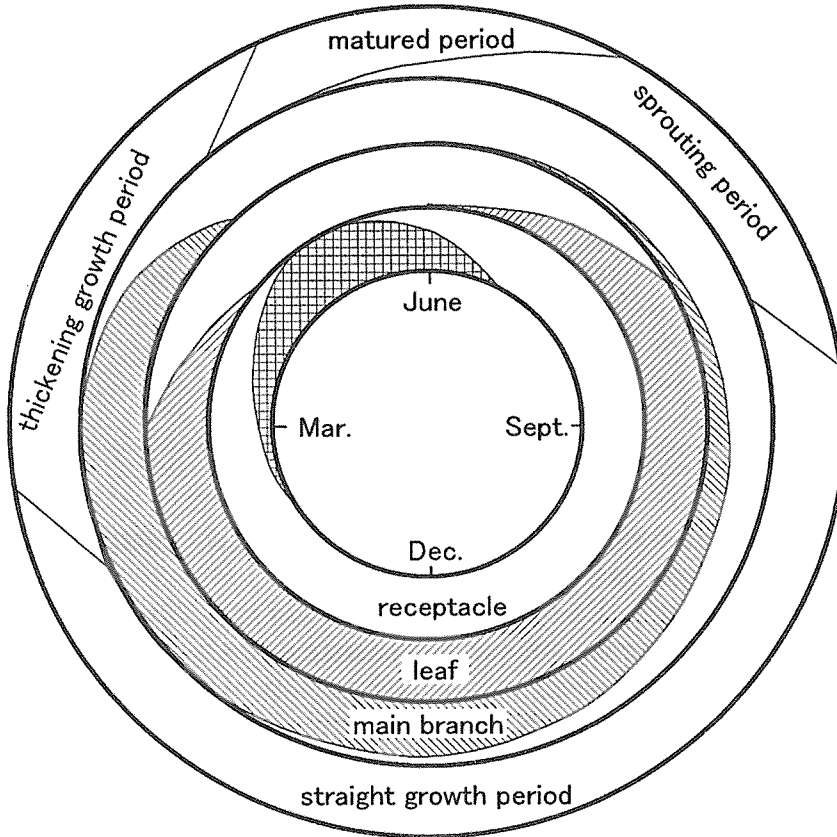


Fig. 56. Schematic diagram of seasonal changes in net productions of main branches, leaves, receptacles and growth cycle of the *Sargassum macrocarpum* population.

的な日の最大光強度 ( $I_{max}$ ), 1日の積算光強度および日長を月別にTable 5に示す。これらの値は, 夏季にかけて増加し, 冬季にかけて減少する傾向を示した。1997年の年間平均値は  $I_{max}$  が  $1026.7 \mu E m^{-2} s^{-1}$ , 日積算光強度が  $25.0 E m^{-2} day^{-1}$ , 日長が12.1hであった。

### 3.2 群落内の葉が吸収する光強度

ノコギリモク群落内の葉が吸収する光強度を明らかにする過程を模式的にFig. 57に示す。

まず, ノコギリモク群落内の任意の葉に照射される下向きの光強度 ( $I_x$ ,  $\mu E m^{-2} s^{-1}$ )は, 葉の傾斜角が一

定で, 空間的に葉がランダムに配置されており, 葉の透過率および反射率を0%とすると仮定した場合 (Monsi und Saeki 1953), 群落内の葉群の吸光係数と海水の吸光係数を用い, 次式で表すことができる。

$$I_x = I_0 e^{-\{k_w(d+x) + k_f F_x\}} \quad (3.2)$$

ここで,  $I_0$  は海面上の光強度,  $k_w$  は海水の吸光係数,  $k_f$  は群落内の葉群の吸光係数,  $d$  は海面から群落上までの水深 (m),  $x$  は群落上から任意の葉層の上面までの距離 (m),  $F_x$  は群落最上部から深さ  $x$  mまでの葉層の葉面積指数 (LAI) である。

一方, 海水の吸光係数は, 1993年6月から1998年5月までの5年間にわたって測定された水深別光強度の

Table 5. The maximum solar radiation on average day ( $I_{max}$ ), daily solar radiation, and the mean length of daytime in 1997, at Shimonoseki in Yamaguchi Prefecture.

Month	$I_{max}$ on average day ( $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )	Daily solar radiation ( $\text{E m}^{-2}\text{day}^{-1}$ )	Length of daytime (h)
Jan.	578.3	11.9	10.2
Feb.	830.7	17.0	10.9
Mar.	1046.6	23.6	11.8
Apr.	1115.2	27.5	13.0
May	1275.5	34.0	13.9
June	1168.8	33.6	14.2
July	1192.9	31.8	13.9
Aug.	1579.8	42.2	13.4
Sept.	1110.3	27.3	12.3
Oct.	1129.5	25.5	11.6
Nov.	726.1	14.9	10.4
Dec.	566.3	10.5	9.9
Mean	1026.7	25.0	12.1

結果から計算された。その平均値を月別にTable 6に示す。6月から11月の梅雨の時期から秋季にかけて海水の吸光係数が0.16~0.20と高い値を示したが、冬季には0.12~0.13と低い値を示した。年間の平均では0.15±0.01（平均値±95%信頼限界）であった。

また、群落内の葉群の吸光係数は群落内光分布、生産構造および海水の吸光係数から計算して求めた。群落が発達する1994年1月と3月および1998年1月と2月における葉群の吸光係数と群落のLAIをTable 7に示す。葉群の吸光係数は0.46~0.54でLAIの変化に関係なくほぼ一定の値を示し、平均すると0.51±0.06であった。

次に、水深  $d+x$  m から  $d+x+\Delta x$  m までの間の葉層 (LAI =  $\Delta F_x$ ) により吸収される光の量は、(3.2) 式から

$$I_0 [e^{-\{k_w(d+x)+k_f F_x\}} - e^{-\{k_w(d+x+\Delta x)+k_f(F_x+\Delta F_x)\}}]$$

で表わすことができた。

したがって、群落内の任意の葉が単位面積あたりに吸収する光量 ( $I$ ,  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) は次式で表わすことができた。

$$I = \lim_{\Delta F_x \rightarrow 0} I_0 [e^{-\{k_w(d+x)+k_f F_x\}} - e^{-\{k_w(d+x+\Delta x)+k_f(F_x+\Delta F_x)\}}] \Delta F_x^{-1} \\ = I_0 k_f e^{-\{k_w(d+x)+k_f F_x\}} \quad (3.3)$$

### 3.2 葉の光合成—光関係

Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論では光合成器官である葉の光合成—光曲線を基本として用いている。一方、大型海藻は藻体全体で光合成をすることが知られており、ノコギリモクと同じホンダワラ属のウミトラノオ (Gao and Umezaki 1989) では、葉以外の部位でも光合成活性が高いことが報告されている。ノコギリモクでも同様のことが考えられるため、藻体を部位ごとに分け、各部位の光合成および呼吸測定を行なった。1995年12月の全長約100cmの大型藻体の上部の葉、下部の葉、気胞および主枝の光合成—光曲線をFig. 58に示す。各部位とも光強度200  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  以上で光飽和に達する光合成—光曲線を示した。上部の葉の光合成—光曲線と下部のそれとの関係は、陸上植物の陽葉と陰葉との関係と同様であった。すなわち、飽和光合成速度および呼吸速度は上部の葉のほうが下部の葉よりも高い値を示した。気胞の飽和光合成速度は葉に次いで比較的高い値を示したが、実際の群落内での光強度である約50  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  以下では、気胞の光合成速度は上部の葉のその1/3以下であった。主枝の飽和光合成速度はかなり低い値で、上部の葉の約1/10であった。したがって、光合成による生産量の大部分は葉によって占められると考えられ、本研究での生



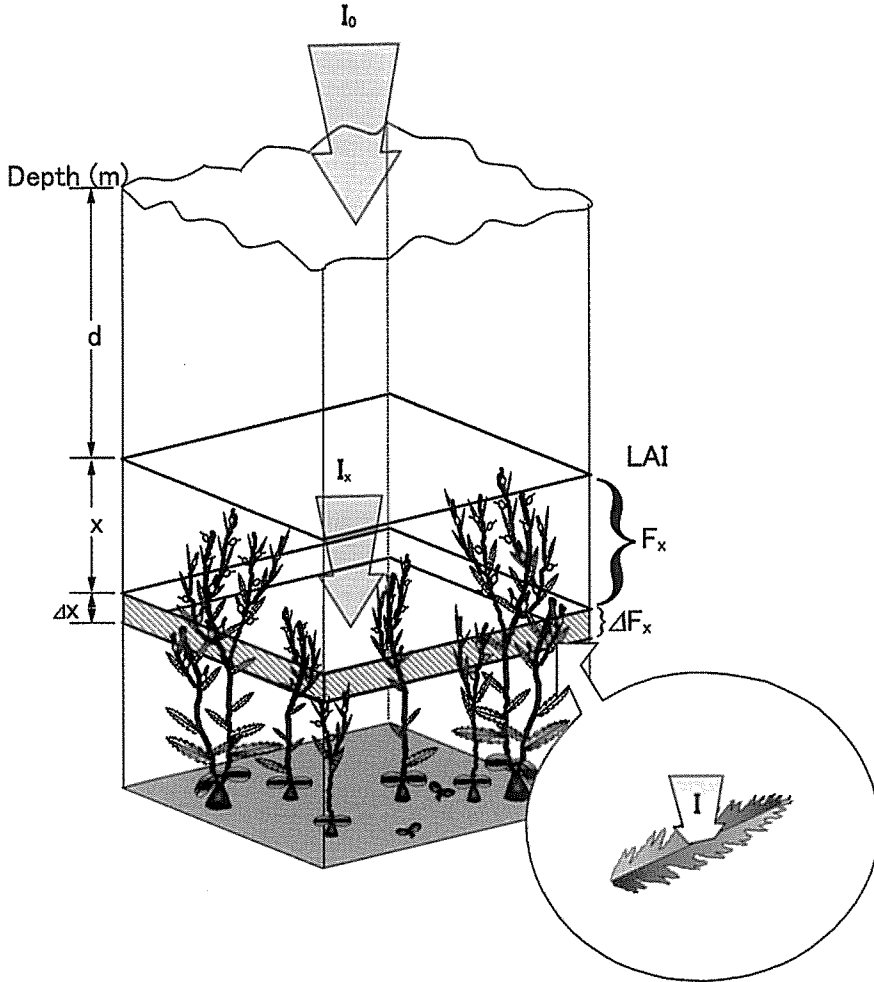


Fig. 57. Schematic diagram of assessing light intensity in the population.  $I_0$ , light intensity on the sea surface;  $I_x$ , light intensity at a depth of  $x$  m from top of the population;  $I$ , light intensity absorbed by a certain leaf;  $d$ , depth of the top of the population from the sea surface;  $\Delta x$ , height of a certain stratum of the population;  $F_x$ , LAI at the depth of  $x$  m from top of the population;  $\Delta F_x$ , LAI in  $\Delta x$  of the population.

産力モデルの作成にあたっては葉の光合成-光曲線を用いた。

1998年2月の全長約180cmの上部、中部および下部の3ヶ所から採取した、縁辺部が重鋸歯の葉と基部付近の縁辺部が浅い鋸歯の葉の光合成-光曲線をFig. 59に示す。葉の光合成-光曲線はTamiya (1951) に従って次の直角双曲線の式で表すことができる。

$$P_g = bl / (1 + aI), \quad (3.4)$$

ここで、 $P_g$  は総光合成速度 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ )、 $a$  および  $b$  は定数。

さらに、葉の純光合成速度 ( $P_n$ ,  $\mu\text{l O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) は (3.4) 式から呼吸速度 ( $r$ ,  $\mu\text{l O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ) を差し引いた次の式で表すことができる。

$$P_n = bl / (1 + aI) - r, \quad (3.5)$$

Table 6. Monthly change in attenuation coefficient at surveyed area in Fukawa Bay of Yamaguchi Prefecture. Each datum showed the means  $\pm$  95% confidence limits during the 5 years from June 1993 to May 1998.

Month	Attenuation coefficient
Jan.	0.12 $\pm$ 0.07
Feb.	0.13 $\pm$ 0.01
Mar.	0.13 $\pm$ 0.05
Apr.	0.17 $\pm$ 0.06
May	0.15 $\pm$ 0.02
June	0.16 $\pm$ 0.04
July	0.17 $\pm$ 0.06
Aug.	0.16 $\pm$ 0.04
Sept.	0.20 $\pm$ 0.01
Oct.	0.14 $\pm$ 0.03
Nov.	0.17 $\pm$ 0.08
Dec.	0.13 $\pm$ 0.02
Mean	0.15 $\pm$ 0.01

Table 7. Extinction coefficients and leaf area index (LAI) in the *Sargassum macrocarpum* population in January and March 1994, and January and February 1998.

Month Year	Extinction coefficient	LAI
January 1994	0.52	4.43
March 1994	0.46	4.72
June 1998	0.52	3.88
February 1998	0.54	3.35
Mean $\pm$ 95% confidence limit	0.51 $\pm$ 0.06	

ここで、 $r$ の値は実測値より、上部の葉で $4.0 \mu\text{l O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ 、中部、下部および基部の葉では $2.2 \mu\text{l O}_2 \text{ cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ であった。また、ノコギリモク群落内の葉の光合成-光曲線は、上部の葉およびそれ以外の葉（中部、下部および基部の葉）の2つの曲線で近似させることができた。すなわち、(3.5)式の $a$ および $b$ については、上部の葉では $a = 0.013$ 、 $b = 0.69$ 、中部、下部およ

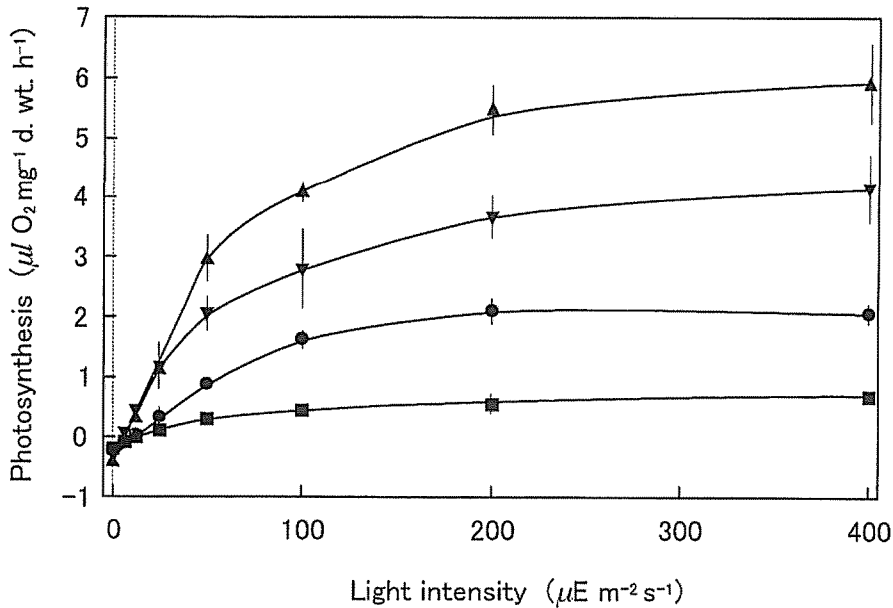


Fig. 58. Photosynthesis-light curves of different organs of adult *Sargassum macrocarpum*, measured at 20°C in December 1995. ▲, upper leaves; ▼, lower leaves; ●, vesicles; ■, main branches. Vertical bars indicate 95% confidence limits.  $n=3$ .

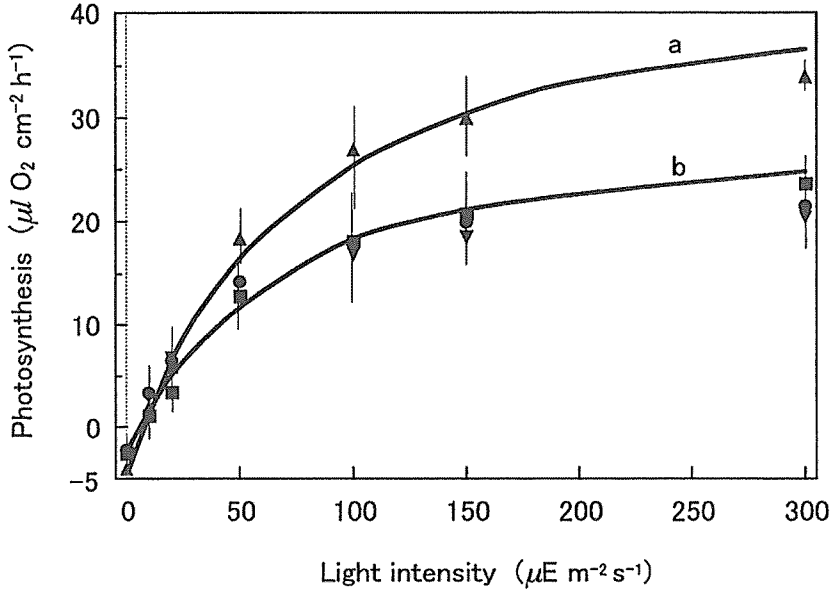


Fig. 59. Photosynthesis-light curves of upper leaves (▲), middle leaves (■) and lower leaves (▼) with double serrated margin, and lower leaves (●) with serrulate margin in adult *Sargassum macrocarpum*, measured at 13°C in February 1998. The solid lines show the fitted curves to upper leaf (a) and middle and lower leaves (b). Vertical bars indicate 95% confidence limits. n=3.

び基部の葉では  $a = 0.016$ ,  $b = 0.53$  であった。これらの2つの光合成-光曲線の関係は、陸上植物の陽葉と陰葉との関係と同様であった。

### 3.3 モデル式による生産量

ノコギリモク群落の1日の純生産量  $P$  ( $\mu\text{l O}_2 \text{ m}^2 \text{ day}^{-1}$ ) を求めるために、まず、群落全体を上部の葉で占められる群落上層部と、中部、下部および基部の葉で占められる中層以下の群落に分けた。次に、各層での葉の光合成-光曲線を表わす (3.5) 式に任意の葉の光吸収量を表わす (3.3) 式を代入し、葉量、すなわち LAI ( $F$ ) についてそれぞれ積分する。さらに、1日分を積分することにより1日、 $1\text{m}^2$ あたりの酸素放出量を求めることができ、次式で表わした。

$$P = \int_0^{24} \left( \int_0^{F_h} (P_h) dF + \int_{F_h}^F (P_l) dF \right) dt, \quad (3.6)$$

ここで、 $F_h$  は上部の葉で占められる群落上部から床部

方向  $h \text{ m}$  の位置までの LAI,  $P_h$  は上部の葉の純光合成速度 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ m}^2 \text{ h}^{-1}$ ),  $P_l$  は基部から中部の葉の純光合成速度 ( $\mu\text{l O}_2 \text{ m}^2 \text{ h}^{-1}$ ) である。

さらに、純光合成速度を1日  $1 \text{ m}^2$ あたりの乾重量 ( $\text{g d.wt.m}^2 \text{ day}^{-1}$ ) として求めるために、酸素 ( $\text{O}_2$ )  $1\text{l}$ あたりの放出量が炭水化物 ( $\text{CH}_2\text{O}$ )  $1.34\text{g}$ に相当するとして換算した。また、モデル式にはあらかじめ、ノコギリモク群落全体の高さを  $2 \text{ m}$ 、上部の葉が占める群落の高さ ( $h$ ) を  $1 \text{ m}$ 、葉群の吸光係数を実測により  $0.51$  (Table 7)、海面での反射率を  $6.6\%$  (杉森 1985)、葉の透過率と反射率とを合わせて  $5\%$  として、純生産量を計算した。

実際に光合成測定を行なった1998年2月のノコギリモク群落の1日あたりの純生産量と LAI との関係を生水の吸光係数ごとに計算し、その結果を Fig. 60 に示す。Table 5 より  $I_{max}$  は2月の平均値である  $830.7 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、日長は  $10.9\text{h}$  として純生産量を計算した。純生産量は LAI の大きさにより変化した。すなわち、LAI

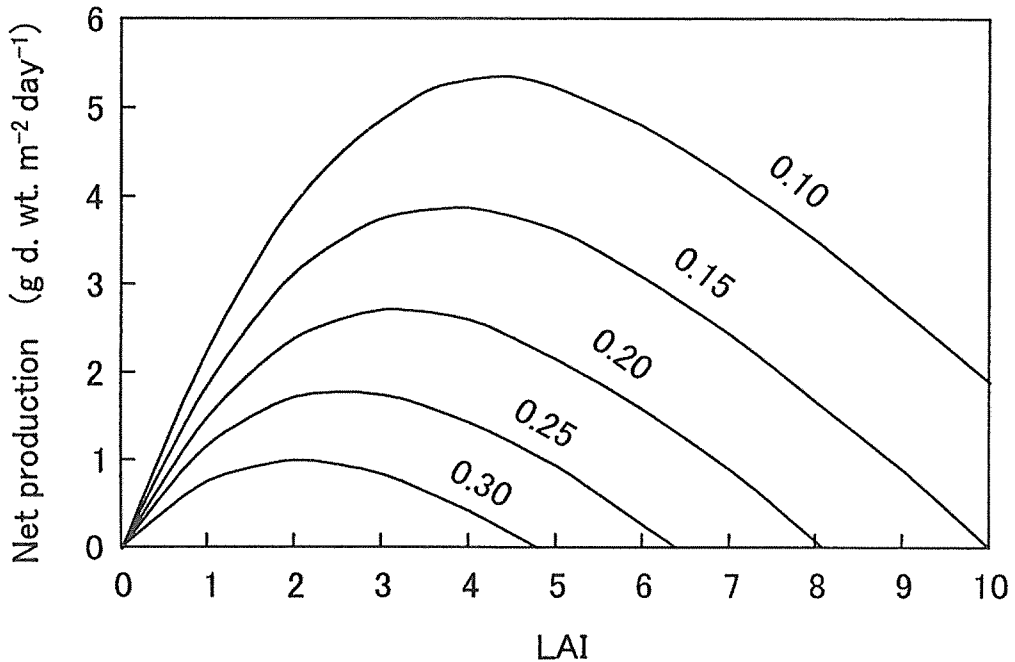


Fig. 60. Relationships between daily net production and LAI (leaf area index) of the *Sargassum macrocarpum* population at a depth of 8 m in Fukawa Bay, Yamaguchi Prefecture, in February 1998. Each line is calculated at various attenuation coefficient of seawater (values on the line).

が小さいときは、群落内に十分光が透過するため、LAIが増加するにつれて純生産量は増加した。LAIがある程度大きくなると、総生産量の増加速度と呼吸量のそれとが等しくなり、この時に純生産量が最大となった。また、この時のLAIは最適LAI（最適葉面積指数）と呼ばれている。LAIが最適LAIを越えてさらに大きくなると、特に中～下層の葉にあたる光が著しく減少するため、総生産量の増加速度は呼吸量のそれよりも低くなり純生産量は減少した。さらに、LAIが大きくなると、総生産量と呼吸量とが等しくなり、純生産量は0になった。海水の吸光係数 ( $f_w$ ) は、調査した時期には0.10近くまで低下し、懸濁物質やプランクトンが少ない澄んだ外海に近い値を示す。 $f_w = 0.10$ の時の最適LAIは4.3、最大純生産量は $5.27 \text{ g d. wt. m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であった。海水の吸光係数が高くなるにつれて、すなわち海水が濁るほど純生産量は低下するとともに、最適LAIも低下した (Fig. 60)。

次に、ノコギリモク群落の純生産量とLAIとの関係を水深0～20mの2.5mごとに計算し、その結果を海水の吸光係数別にFig. 61に示す。Table 5より  $I_{max}$  は年間の平均値である $1026.7 \mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ 、日長は12.1hとして純生産量を計算した。海水の吸光係数 ( $k_w$ ) が0.10から0.30の海域は日本沿岸で普通にみられる値である。本調査海域は季節により  $k_w$  が0.10～0.20の範囲で変動する。 $k_w = 0.10$ の海域は外海、 $k_w = 0.15$ の海域は外海に面した比較的澄んだ湾、 $k_w = 0.20$ の海域は一般的な内湾域、 $k_w = 0.25$ の海域は湾奥や懸濁物が比較的多い内湾、 $k_w = 0.30$ の海域はかなり懸濁物が多い湾奥や養殖が盛んに行なわれている湾奥、または赤潮の発生時の海域でもみられる値である。

$k_w = 0.10$ の海域では、水深2.5mにおける最適LAIは5.6、最大純生産量は $8.72 \text{ g d. wt. m}^{-2} \text{ day}^{-1}$ であった。水深が深くなるにつれて、最適LAIと純生産量が低下し、水深20mにおける最適LAIは2.8、最大純生産量は

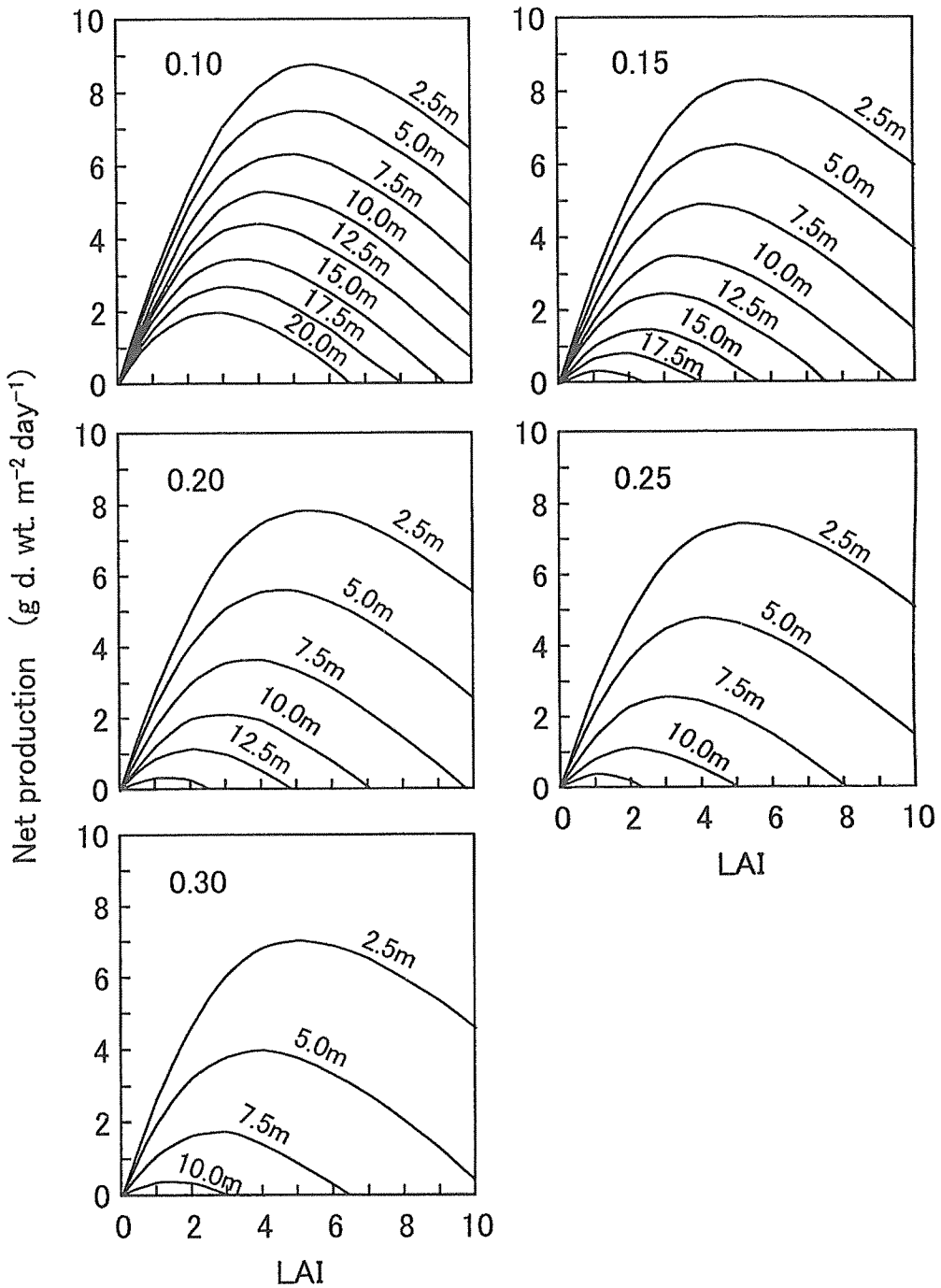


Fig. 61. The estimation of daily net production of the *Sargassum macrocarpum* population at various depth (values on the line) and attenuation coefficient of seawater (values in the figures).

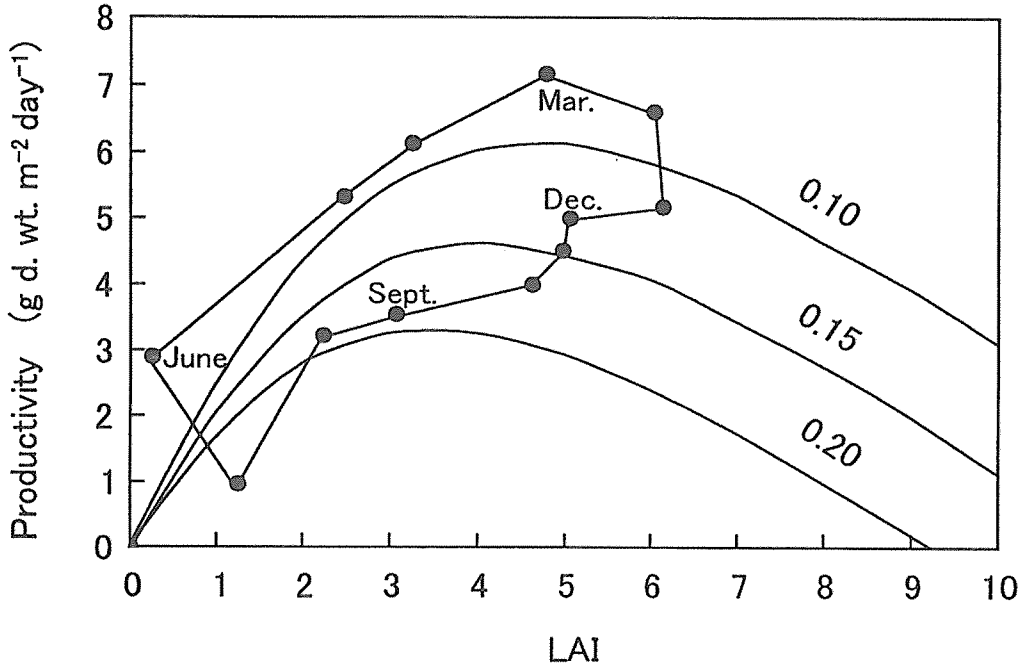


Fig. 62. Relationships between productivity estimated by mathematical model and measured by summation method (as shown in Fig. 55(d)) of the *Sargassum macrocarpum* population at various attenuation coefficient of seawater (values on the line) in Fukawa Bay, Yamaguchi Prefecture.

2.00g d.wt.m<sup>2</sup>day<sup>-1</sup>であった。一方、 $k_w = 0.30$ の海域では、水深2.5mにおける最適LAIは5.0、最大純生産量は7.02g d.wt.m<sup>2</sup>day<sup>-1</sup>、水深10mでの最適LAIは1.4、最大純生産量は0.46g d.wt.m<sup>2</sup>day<sup>-1</sup>で、それ以降では純生産量が全く認められなかった。すなわち、 $k_w$ の値が高い汚濁などが進んだ海域ほど、水深が深くなるにつれて、最適LAIと純生産量の低下が非常に著しいことが示された。このことは、海水の濁りなどによって光強度が低下した場合には、浅所よりも深所ほど群落の安定維持に強い影響を受けることを示している。

#### 3.4 現存量法と生産力モデルによる生産量との比較

本調査海域のノコギリモク群落において、現存量法で月別に算出した1日あたりの純生産量と生産力モデル

による純生産量をFig. 62に示す。現存量法による純生産量（以下、純生産量の実測値と記述する）はFig. 55(d)での結果をFig. 62に示している。純生産量の実測値は周年にわたるため、生産力モデルは $I_{max}$ を年間平均値の1026.7 $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ 、日長を12.1h (Table 5)、海水の吸光係数を測定値の0.10、0.15および0.20 (Table 6)として作成した。7月には主枝が新生し、葉の展開が始まるため、LAIおよび純生産量の実測値はともに低い値を示した。その後、主枝の伸長とともに多くの葉が展開するため、翌年の2月までLAIが増加するとともに純生産量の実測値が増加した。この時期には、海水の吸光係数が0.20から0.10へと低下するため (Table 6)、 $k_w = 0.20$ と0.10におけるモデル式による純生産量の値の範囲は、実測値の増加傾向とよく一致した。生殖器床の形成が始まる3月以降、LAIの減少とともに純生産量の実測値が低下した。しかし、この期間の実測値は、 $k_w = 0.10$ のときのモデル式に

よる純生産量よりもやや高い値を示した。

## 考 察

### 1. 幼体の生育限界光強度

ノコギリモク群落は、約1年で主枝の萌出、伸長、脱落を長年にわたり繰り返す大型藻体と、群落床部に生育する次世代を担う幼体により構成されている。大型藻体が流失しギャップが形成されると、そこに多くの幼体が出現し、2年以上かけて大型藻体群へ加入することから、ギャップ更新により群落が更新し、その更新を規制する最大の要因としては光であることを第2章で示唆した。ギャップの形成により、そこに大量に出現した幼体間や、林冠を形成する大型藻体群と周辺の幼体との間には、常に光をめぐる競争が起こっていることが考えられる。そのため、幼体が群落床部のかなり低い光強度の下で生き残るためには、補償点以上の光強度を受け、生長の基礎となる光合成生産を行なう必要がある。そこで、本章では、まず、ノコギリモク群落内で幼体が生育する場所の光強度を実際に測定し、次に、幼体の葉について補償点付近の低い光強度下での正確な光合成測定と日射量の日変化の測定から、1日あたりの補償光強度を求めた。生育光強度の実測値と推定された日補償光強度から、幼体の生育限界光強度を明らかにすることができた。

日射量の日変化については、Ikushima (1970) が水草群落の生産量推定の際に測定し、日の出から  $t$  時間後の日射量 ( $I_0$ ,  $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) を次式のサインカーブで近似させた。

$$I_0 = I_{max} \times \sin^2(\pi t / D),$$

ここで、 $I_{max}$  は南中時の最大光強度 ( $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ )、 $D$  は日長 (h) である。しかし、本研究では、次の式のように、

$$I_0 = I_{max} \times \sin^{1.4}(\pi t / D),$$

で、近似させて数式化した。両者でのこの違いは、本研究では光強度の測定において光量子計を用い光量子量 ( $\mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ) で表わしているのに対し、Ikushima (1970) の報告では照度計による照度 (lx) で表わし

ていることから、測定方法の違いによるものと推察された。

大型海藻の光合成および呼吸の測定には、大型試料用に改良されたプロダクトメーター (横浜ら 1986, 横浜・前川 1988) を使用した。幼体の光合成測定では光源としては蛍光灯を用いた。これは群落内では海水と葉群による光の吸収や反射などが起こり、ほぼ散乱光と考えられるためである。また、幼体の光合成測定における最大光強度の  $50 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  は事前に群落床部で実測して決定した。プロダクトメーターを用いた光合成測定では、光は反応容器内の葉に対して片面に照射される。Maegawa *et al.* (1987) は、アラメおよびカジメの幼体の光合成を正確に測定するために、プロダクトメーターによる照射方法について検討した。アラメおよびカジメの幼体は茎から長楕円形の短葉を付け、海底では直立して生育する。光合成測定時には、天然で直立する葉面に対して垂直方向から照射することになる。そのため、天然環境下と同様の照射状態になるように実測し、その結果、葉面への垂直方向の光強度は上方向のその約80%として、光合成測定値を補正した。本研究では、ノコギリモク幼体の葉は海底面とほぼ平行に展開するため (Fig. 43b)、片面への照射が天然環境下と同様の照射であると考えられる。

海中を透過する光は、水深が深くなるにつれて量と質が変化する (Jerlov 1976, Maegawa *et al.* 1993)。光の質が海藻の光合成活性に及ぼす影響については、数種の緑藻 (横浜 1973a) と紅藻 (横浜 1973b, Murase *et al.* 1989) で調べられ、光質により光合成活性が異なることが報告されている。一方、ノコギリモクと同じ属のオオバモクを含む数種の褐藻 (影山・横浜 1974) では光質に関わらず光合成活性がほとんど同じであることが知られている。本研究で用いたノコギリモクの光合成活性においても、光の質すなわち、光源の波長組成の違いによる影響はほとんど無視できるものと考えられる。

光合成-光関係から得られたノコギリモク幼体の葉の光補償点は  $4.98 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  であった。大型褐藻の光補償点についてはいくつか報告されている。光補償点は、リシリコンブで約  $2.6 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (新原 1975)、

*Macrocystis pyrifera* で  $2.8 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Fain and Murray 1982), アラメおよびカジメの幼体でそれぞれ  $8.2 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  および  $4.8 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  (Maegawa *et al.* 1988) と報告されている。本研究で明らかにしたノコギリモクの光補償点は、カジメのそれとほぼ同じ値を示した。深所や弱光下で生育する藻類は呼吸速度の低下とともに光補償点が低下することが知られている (Lünig 1990)。倉島ら (1996) は、光強度  $10 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  で培養したアラメおよびカジメ幼体の方が  $50 \mu\text{E m}^{-2}\text{s}^{-1}$  のものよりも呼吸速度と日補償光強度が低下し、日補償光強度が季節によって変化することを報告している。本研究で明らかにしたノコギリモク幼体の日補償光強度は、環境の変化による影響を受けているものと考えられる。今後は異なる水深や生育地から採集した幼体や、異なる光強度や温度で培養した幼体についても確かめる必要がある。

本研究ではノコギリモク幼体の光合成-光関係に日射の日変化を考慮し、1日あたりの純生産量を数式化した。その結果、幼体の日補償光強度は海面に対する相対光強度で1.3%となり、幼体が生育する群落床部での実測による最低値である1.4%とほぼ一致した。これは、本研究における実験室内での光合成および呼吸測定とフィールドでの光強度の測定が正確に実施されたためと考えられる。この値は1日の総光量で約  $0.41 \text{E m}^{-2}\text{day}^{-1}$  となり、アラメ幼体 (Maegawa *et al.* 1988) や植物プランクトン (Parsons *et al.* 1984) における日補償光強度とほぼ同じ値を示した。

本研究によりノコギリモク群落内において後継群として次の世代を担う幼体が群落床部で発芽し生長するのに必要な日補償光強度を明らかにすることができた。本種の藻場造成の基盤設置においては、本研究で明らかにした日補償光強度を基本として、海水の濁りなどを考慮して設置水深を決定することができる。また、日補償光強度を推定するためのこのモデルは、他の海藻群落にも応用が可能であると考えられ、藻場造成だけでなく、海藻の垂直分布に関する生態的な特性を解析するための基礎的な知見を提供することができる。

## 2. 群落の生産力

本章では、ノコギリモク群落の生産量を現存量法と群落光合成理論を用いて明らかにすることができた。現存量法では、層別刈り取り法を実施し、藻体から附着器を除き、茎、主枝 (気胞を含む)、葉および生殖器床に分けて生産構造図を作成した。生産構造図の1ヶ月間の差から枯死脱落量を求め、1年間の枯死脱落量の積算値および測定開始月と終了月の現存量の差から年間純生産量を算出した。さらに、各部位の生長曲線の1ヶ月間の差を測定期間の日数で割り1日あたりの純生産量を求めた。一方、Monshi und Saeki (1953) の群落光合成理論に基づく生産力モデルは、光合成-光曲線、日射量の日変化、海水および葉群の吸光係数を実測により求め、作成した。

生産構造については、群落内の各器官の量的な垂直分布と光分布との関係を立体的に表したもので、陸上の植物群落では数多く報告されているのに比べ、海藻群落についての報告は極めて少ない。林田 (1986) は、カジメ群落で生産構造と群落内光分布の季節変化について報告した。また、前川・喜田 (1987) は、アラメおよびカジメ群落の生産構造と群落更新との関係について検討し、生産構造の違いが群落の更新過程の異なる段階を表しているものと考察した。陸上の草本群落の生産構造図は、一般に広葉型およびイネ科型の2つのタイプに分けられている。広葉型では、葉群は群落上層部に集中し、非同化器官は上層から下層にかけて緩やかに増加する。これに対し、イネ科型では、葉群は比較的下層に集中し、非同化器官は下層で急に増大する。海藻群落の生産構造図は、草本群落のように明瞭に2つのタイプに分けることは難しいが、これまで報告されたアラメおよびカジメ群落では広葉型、本研究対象のノコギリモク群落ではイネ科型に似た生産構造を示している。

生産構造図の変化から枯死脱落量を算出する Midorikawa (1959) の方法では、生長期間中盛んに分けつをするイネ科型の群落には適用できないとされている (木村 1976)。本研究で用いたノコギリモクは、主枝の先端に生長点を持ち、盛んに頂端生長をする



(Yoshida *et al.* 1983)。また、第2章で明らかにしたように、本種の主枝は約1年かけて萌出、伸長および脱落し、主枝数は年間を通してほとんど一定であった。これらのことから、ノコギリモク藻体の各部位の枯死脱落量は、Midorikawa (1959)の方法を用いて生産構造図から求めることが可能であると考えた。

積み上げ法において純生産量を算出する場合には、過小評価あるいは過大評価する可能性が考えられる。例えば、もし群落内の同じ層に位置する器官の生長と枯死脱落が同時に起こる場合、純生産量は枯死脱落量分だけ過小評価される。ノコギリモク群落の生産構造の月別変化をみると (Fig. 53)、12月から翌年3月までの伸長期には群落の中層から上層にかけて (群落高80~200cm)、葉と主枝の生長が盛んに起こり、枯死脱落はほとんど認められなかった。一方、同じ期間の群落の下層から中層にかけては (0~80cm)、葉と主枝の枯死脱落が起こり、生長がほとんど認められなかった。したがって、ノコギリモク群落では伸長期において、群落内の主枝や葉が同じ層で、生長と枯死脱落が同時に起こることはほとんどないと考えられる。また、主枝が基部近くの層で枯死脱落する場合には、その層だけでなく、その上の部分も巻き込んで脱落するために、このような方法による純生産量の測定では過小評価される可能性があること指摘している (中原 1984)。しかし、ノコギリモクの主枝の数は1個体あたり9~12本で、年間を通してほとんど変化しないことが観察されており (第2章)、中原 (1984) が指摘したような主枝の脱落はほとんど生じていないものと考えられる。

本研究では、魚類やウニ、サザエなどの動物による食害、付着器や茎の生産量を考慮していないため、純生産量を過小評価している可能性が考えられる。長崎県沿岸の海藻群落において、藻食性魚類による食害については、クロメやオオバモクで噛み跡が観察されているが、ノコギリモクでは観察されていないことが報告されている (桐山ら 1999)。ウニ、サザエなどの藻食性動物については、本調査海域では生息密度が比較的低い (角田・水津 1994) ため、ノコギリモクに対する被食圧が極めて低いと考えられる。一方、付

着器や茎の生産量については、これらの部位が群落全体の現存量に占める割合が低いことから、葉や主枝の生産量に比べるとかなり小さいと考えられる (Fig. 54)。動物による被食量および付着器や茎の純生産量などの過小評価となる要因については、純生産量全体に対してわずかな量であるとともに、正確な測定方法が確立されていないため、本研究では無視できるものとした。

純生産量の過大評価については、ノコギリモク群落の中層で数多くの側枝が主枝から伸長した場合が考えられる。本研究では、側枝の伸長様式について詳しく観察することができなかった。したがって、これまでに挙げた過小評価および過大評価する要因については、被食量や部位ごとの伸長様式と脱落量を求める方法論を含めて、今後、詳細に検討すべき課題であるといえる。

本研究による現存量法で算出された山口県深川湾のノコギリモク群落の年間純生産量は1600.1g d.wt.m<sup>2</sup>であった。一方、谷口・山田 (1978) は石川県飯田湾のノコギリモク群落において枯死脱落量の積算値を純生産量として算出し、年間純生産量を8251.9g d.wt.m<sup>2</sup>と報告した。本研究では層別刈り取り時に藻体を部位別に切り分けて生産構造図を作成するなど、枯死脱落量を求める方法に違いがあるものの、両産地間における年間純生産量の違いは、現存量の違いを第2章で考察したように、両群落が形成する水深の違いに伴い、個体のサイズが異なることに起因しているのではないかと考える。生産量と現存量との関係については、年間純生産量は最大現存量に対して、深川湾のノコギリモク群落で約1.4倍、飯田湾のそれで約1.2倍とほぼ同じ値を示した。また、この値は、飯田湾産のヤツマタモク群落で約1.4倍 (谷口・山田 1978)、宮城県松島湾のアカモク群落で約1.1倍 (谷口・山田 1988)、同湾のアラメ群落で約1.0倍 (吉田 1970) および静岡県鍋田湾のカジメ群落で約1.0倍 (Yokohama *et al.* 1987) であったと報告されている。これらのことから、大型海藻群落の年間純生産量は、最大現存量と比較的近い値をとることが示された。したがって、年間を通じて月別に現存量を測定し、この間の最大現存量を求

めることにより、簡易的に年間純生産量を推定することができる。

ノコギリモク群落の1日あたりの純生産量は、年間を通して $0.97\sim 7.17\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ の範囲にあった。陸上の作物群落では純生産量が $6.3\sim 28.0\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ と報告されている(村田 1980)。海藻群落では、Maegawa (1980) が緑藻のヒトエグサ群落で $9.8\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ 、Larkum (1986) が褐藻の *Ecklonia radiata* 群落で $4.4\sim 13.4\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ 、Yokohama *et al.* (1987) がカジメ群落で $1.7\sim 13.4\text{ g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ と報告した。ノコギリモク群落の1日あたりの純生産量は、陸上の作物群落やコンブ科海中林のそれとほぼ同じ水準であると考えられる。

ノコギリモク群落の生産力モデルは、Monsi und Saeki (1953) の群落光合成理論を基本として作成した。この理論は陸上植物においては個葉の光合成—光曲線から導いている。大型海藻においては葉以外の部位でも光合成することが報告されている(Gao and Umezaki 1989)。そのため、最初に、ノコギリモクにおける藻体部位別の光合成および呼吸活性を明らかにした。その結果、葉は他の部位に比べて、光合成活性が高く、群落の現存量に対する割合が約半分を占めることから、生産量に関与する部位として葉だけを考え、生産力モデルを作成した。しかし、主枝と気胞は現存量の約半分を占め、また気胞は葉に次いで光合成活性が高い値を示した。したがって、本研究で作成した生産力モデルから推定された純生産量は、やや過小評価されていると考えられる。今後は、気胞やその他の部位も含めて生産生態学的な意義を考慮した上で、本研究の生産力モデルに修正を加える必要がある。

群落内光環境の測定は1月から3月にかけてのよく発達した群落を対象に行なった。この測定では、光量子センサーから送られてきたデータを1秒間に10回の間隔でパーソナルコンピュータへ取り込んだ。これにより、波浪などによって葉群が揺れ動くことに伴う光強度の微妙な変化を考慮して測定でき、群落内の光強度を詳細に評価できた。本研究におけるノコギリモク群落内の葉群の吸光係数( $k_f$ )は0.51であった。群落内の葉群の吸光係数は葉の傾斜角度によって変化し、

水平面に対し $0^\circ$ の時は $k_f = 1$ 、 $60^\circ$ の時は $k_f =$ 約0.65、 $90^\circ$ の時は $k_f = 0.44$ を示す(Monsi und Saeki 1953)。したがって、ノコギリモク群落の場合、実測された吸光係数から葉の傾斜角は $60^\circ$ から $90^\circ$ の間であると考えられる。この値は、海中で目視観察した葉の傾斜角とほぼ一致する。

本研究で明らかにしたノコギリモク群落の生産力モデルは、LAIと1日あたりの純生産量との関係として表わした。LAIが低い時には葉が光を十分受け、LAIの増加に伴い純生産量は増加する。葉が最適LAI以上に展開すると、互いの遮蔽により中～下層の葉の受光量が減少し、総生産量の増加速度は低下するが、呼吸量は増加する。そのため、最適LAIを越えると純生産量は次第に減少する。また、純生産量の減少は、水深が深いほど、また海水の吸光係数が高いほど著しい(Fig. 60)。とくに、海水の吸光係数の高い、すなわち汚濁が進んだ海域ほど、水深が深くなるにつれて純生産量は著しく低下する(Fig. 61)。このような汚濁が進んだ海域の深所に成立する純生産量の低い群落では、動物による被食圧が高まった場合、群落が急速に衰退する、いわゆる磯焼け現象が懸念される。したがって、群落に到達する光強度は、生産力やLAIすなわち現存量を規制する重要な要因のひとつである。

1日あたりの純生産量を現存量法による実測値と生産力モデルによる推定値と比較してみると、7月～1月には実測値が $k_w = 0.20$ と $0.10$ の時の推定値の範囲内にあり、実測値と推定値がほぼ一致したが、2月～6月には実測値の方が推定値よりも高い値を示した(Fig. 62)。2月以降、この生産力モデルが実測値と一致しなかった理由として、次のようなことが考えられる。まず、生産力モデルは葉だけの光合成—光曲線を基礎として組み立てられている。3月以降生殖器床の形成が始まると、現存量法では生殖器床による生産量と枯死脱落量の増減により純生産量が算出される。しかし、この生産力モデルでは、この時期に現存量の大部分を占める生殖器床や主枝の光合成活性が評価されないためと考えられる。また、冬季(12～2月)における実測したLAIは、生産力モデルによる最適LAIを上回った。この時期には、葉の純生産量は一定であ

るが、主枝のそれは増加する (Fig. 55)。このことは、葉による光合成産物が主枝や生殖器床に転流されているのではないかと推察される。

以上のことから、生産力モデルは群落の構造および個体の生長や成熟様式をある程度反映して作成できたものと考えられる。このモデルにより、群落の機能としての生産力と個体の生長様式に基づく群落構造との関係について明らかにすることができた。ノコギリモクは、特に日本海沿岸で分布範囲が広く、大規模な群落を形成していることから、様々な海域において生産力の実測やモデル化を実施する必要がある。また、これらの方法を用いてノコギリモク以外のホンダワラ科植物群落の生産量についても解明する必要がある。このような研究を進めることにより、沿岸域の主要な一次生産者としての大型海藻群落が海洋生態系や海洋環境、さらに地球環境への関与とその貢献に関して量的に明らかになることが期待できる。

## 総合考察

褐藻ノコギリモクは多年生の大型海藻で、ガラモ場と呼ばれる大規模な海藻群落を形成し、長年にわたり安定して群落を維持し、高い生産力を発揮する。本研究では、山口県深川湾の水深8mにおいてほぼ単一種で構成される本種の群落を対象に調査研究を実施した。その結果、ノコギリモクの生態学的な特性に関して、群落を構成する藻体の生長と成熟、群落構造、群落更新および生産力を明らかにすることができた。

ノコギリモク群落が長年にわたり安定して維持される機構について、群落を構成する個体の形態的特徴および生長様式、群落の構造、更新および生産力の観点から総合的に考察する。群落の安定は、現在の群落を保ち続けるという現状維持の働きと、群落の主要構成員が枯死流失した後同種の加入により現在の群落に戻るという現状復帰の働きによって、長年にわたり維持されると考えられる。

まず、現状維持による群落の安定維持については、付着器を発達させること、寿命が長いこと、大型藻体

の生長様式などの要因が考えられる。

肉眼視できるノコギリモク幼体の生長は非常に遅く、約1年経過しても全長1~7cmの幼体のままであることを室内培養と海域移植により始めて明らかにした (Fig. 18, 21)。このように幼体は伸長するよりもむしろ付着器を発達させ、群落床部での生育場所を確保する方向へ生育戦略をとると考えられる。幼体は2年以上かけて大型藻体へと生長する間に、円錐状を示す付着器がよく発達した (Fig. 18, 21, 22)。その間、基質への付着を強化し、波浪などの影響に耐え、藻体の流出を防いでいると考えられる。

付着器内部の生長輪は (Fig. 9)、1年に1回、秋季に形成されることから、年輪であることを確かめた (Fig. 32)。刈り取り藻体の付着器の生長輪数の最大値は9輪で、ノコギリモクの最大寿命は約9年であることを明らかにした。多年生の大型海藻の寿命については、褐藻ホンダワラ科のヤナギモクで6~7年 (Yoshida 1960)、コンブ科のアラメで7~8年 (Maegawa 1990)、カジメで5年 (Maegawa *et al.* 1988)、クロメで4年 (村瀬・大貝 1996) と報告されている。これらの海藻よりもノコギリモクの寿命は長く、そのため、ノコギリモク群落は多年級群で構成され (Fig. 35)、群落が長年にわたり安定して維持される一因と考えられる。

大型藻体では、成熟盛期は6月であり、生殖器床を形成した主枝は8月までに脱落した。この時までにはすでに新主枝が萌出し、8月には約30~50cm程度にまで伸長していた。秋季から冬季にかけては、主枝は急速に伸長し、林冠を形成するが、主枝の減少はほとんど認められなかった (Fig. 23)。この主枝の萌出、伸長、成熟、脱落の期間としては約1年を要し、成熟期と脱落期は新主枝の萌出期と重なる。したがって、ノコギリモクの大型藻体は常に主枝を準備し、個体を維持しつづける。このような主枝の伸長様式は、大型藻体が群落の主要構成員として群落を現状維持する一因であると考えられる。

その他に考えられる要因としては、ノコギリモクは藻食性動物に食されにくいことがあげられる (桐山ら 1999)。この理由としては、単に藻体の質感が硬いだ

けでなく、コンブ科のアラメおよびカジメが忌避物質であるフロロタンニンを生産して藻食性動物を排除しているように(谷口ら 1994)、ノコギリモクでも何らかの化学的な防御物質を生産していることが考えられる。このような生化学的な分析から生物学的あるいは生態学的な現象を解明する研究は、興味を持つところであり、今後の課題である。

現状復帰により群落を安定して維持する要因としては、林冠を形成する大型藻体の枯死流失により形成されたギャップ内に、同種の群落後継群が加入し、次世代を担う幼体群に置き換わる必要がある。これはギャップ更新と呼ばれている。一般に植物群落のギャップ更新には、ギャップの大きさにより次の2つに分けられる。1～数個体の大型藻体が枯死しギャップが形成され更新が始まる単木更新タイプと、数～数十個体がまとまった小集団で枯死しギャップが形成され更新が始まる群状更新タイプがある(山本 1984)。ノコギリモク群落では、毎年1～数個体の大型藻体が枯死流失し、 $10 \times 10 \sim 20 \times 20 \text{cm}^2$ 程度のギャップが形成され、更新が開始される単木更新タイプのギャップ更新が認められた。また、1995年のように(Fig. 38)、数～数十個体の大型藻体がまとまって小集団で枯死流失し、ある程度の大きさの面積のギャップが形成され更新が始まる群状更新タイプのギャップ更新が認められた。いずれのギャップ更新でも形成されたギャップ内では、同種の幼体により置換され、群落更新が開始された。これらの幼体は、前年に成熟した大型藻体の生殖器床より放出された幼胚が群落床部に着生し、生存した藻体である。

成熟盛期には生殖器床は群落全体の現存量の約1/3を占める(Fig. 53)。生殖器床からは大量の幼胚が放出され、常に新規加入群の準備がなされている。また、幼胚の初期生長については室内培養では暗黒下でも仮根を形成し、1週間程度生長することを明らかにした(Fig. 14～16)。この時期には大型藻体群により林冠が形成され、群落床部はかなり低い光強度となっている。したがって、暗黒下での仮根の形成は群落床部で幼胚が着生するための有利な生態的特徴であると考えられる。

肉眼視できるまでに生長した幼体は群落床部のかなり暗い光環境下で生育している(Fig. 48, 49)。幼体の生育限界光強度については、海面の光強度に対して1.3%とかなり低い値を示すことを日補償光強度の推定と生育場所の実測から明らかにした(Fig. 52)。このような幼体の光に対する生育特性は、幼体が群落床部の弱光下で常に待機することができ、ギャップ形成時には直ちに伸長を開始できることを示している。このことは、幼体が群落の後継群として群落更新をスムーズに進め、群落を現状復帰させる主な要因のひとつであると考えられる。このように、ノコギリモク群落の安定維持については、個体の生長様式と群落構造から明らかにすることができた。

次に、ノコギリモク群落の持つ高い生産力を陸上植物と比較することにより考察を加える。生産力については現存量法に基づいて算出した。ノコギリモク群落は気胞により海中で直立し、陸上の草本群落のイネ科型に近い生産構造を示した。しかし、イネ科植物とは異なり、ノコギリモクは先端生長し、主枝の萌出から脱落までが約1年で、主枝数も年間を通じて変化することがない。したがって、ノコギリモクの葉、主枝、生殖器床の枯死脱落量は、生産構造図の月別変化から求めることができた(Midorikawa 1959)。さらに、現存量法によりノコギリモク群落の年間純生産量は約 $1.6 \text{kg d.wt.m}^{-2}\text{year}^{-1}$ (Fig. 54)、1日あたり純生産量は2月から3月にかけて約 $7 \text{g d.wt.m}^{-2}\text{day}^{-1}$ であることを明らかにした(Fig. 55)。これらの値は陸上植物やその他の海藻群落とはほぼ同じ水準を示した。この高い生産力は、沿岸生態系の主要な一次生産者としてノコギリモクが重要な役割を果たしていることを量的に示唆している。

本研究を実施した海域の海水の吸光係数は0.15で(Table 6)、海面を100%とすると、水深5mで47%、ノコギリモク群落が広がる水深8mで30%、水深10mで22%まで低下する。また、沿岸の開発などにより海水が濁ると、海中の光強度は急激に低下する。このような低い光強度下で、高い生産力を示すための要因として次のことが考えられる。ノコギリモク群落の $\Delta P_n / \Delta P_g$ 比は0.53で、多年生草原で0.45～0.50、森

林で0.25~0.40 (吉良 1972) に比べ、高い値を示す。また、非光合成器官が多い陸上植物と比べて、ノコギリモクは葉以外の部位でも光合成するため (Fig. 58)、群落全体の呼吸活性をかなり低く抑えることができると考えられる。さらに、ノコギリモク群落内の葉群の吸光係数が0.51 (Table 7) で、葉を水平面に対し60°~90°の範囲内で傾斜させていることにより、群落内の受光状態を改善し、弱光下においても活発な光合成活性が維持できるものと考えられる。したがって、ノコギリモクは陸上植物に比べ光条件の悪い海中で生育するものの、高い生産力を発揮できる群落構造をとり、その構造を保ちながらギャップ更新し、群落を長年にわたり安定して維持できると考えられる。

以上のように、ノコギリモク群落が安定して維持できる要因について、構造としての個体の生長様式と群落動態、および機能としての生産力の両面から総合的に考察することができた。これらの知見は、沿岸域の主要な一次生産者であるノコギリモク群落やその他の大型海藻群落を対象とした、水産的あるいは環境保全などの立場で実施される藻場・海中林造成などの実用的・応用的な分野において基礎的なデータと成り得る。また、このような観点から研究を進めていくことは、陸上植物群落と比べかなり遅れている大型海藻群落の生産生態学的研究の伸展に貢献できると考えられる。

## 要 約

褐藻綱ホンダワラ科に属するノコギリモク *Sargassum macrocarpum* は多年生の大型海藻で、付着器、茎、主枝、気胞、生殖器床など高度に分化した体制をとる。本種は気胞により海中で直立し、沿岸域ではガラモ場と呼ばれる濃密な群落を形成し、漁業生産を支えるとともに、沿岸域の主要な一次生産者として重要な役割を果たしている。本研究ではノコギリモクの生物学的特性を生産生態学の見地から説明することを目的として行なった。山口県深川湾の水深8mの本種群落を対象に、群落の構造と機能の面に着目し、次の項目について調査研究を実施した。1) 群落内での個体識別、刈り取り、室内培養、培養藻体の群落へ

の移植による、生殖細胞である幼胚から大型藻体に至るまでの生育段階ごとの生長過程や成熟の把握、2) 現存量、個体密度、生産構造、年齢構造、分散構造の季節的および経年的な解析、および群落更新の解明、3) 幼体の光合成測定からの日補償光強度の推定と生育場所での実測による生育限界光強度の解析、4) 現存量法による群落の生産力の実測と群落光合成理論に基づく生産力モデルの作成。

ノコギリモクの幼胚は成熟盛期の6月に雌の生殖器床上で認められた。幼胚が着床し、4~6ヶ月後の10~12月に葉長2~5mmで肉眼視できる発芽体に生長した。その後の幼体の生長は非常に遅く、約1年経過しても全長10cm以下のままであることを培養と群落内の観察から明らかにした。その後、幼体は水温低下期に伸長し始め、1年半後の12月には全長約15cmの小型藻体へと生長した。約2年後の7月には全長約50cmにまで伸長した藻体で生殖器床の形成が認められた。しかし、大部分の藻体で生殖器床が観察されず、全長約10~26cmの小型藻体のままであった。その後、これらの藻体は主枝が著しく伸長した。したがって、生殖器床の形成には、2年以上要することがわかった。また、生殖器床の形成は、付着器に形成される生長輪数が3輪以上の大型藻体で認められた。大型藻体では、前年に伸長し生殖器床を付けた主枝が8月までにすべて枯死脱落したが、越年する茎からはすでに新しい主枝が萌出していた。これらの主枝は秋季から冬季に伸長し、3~6月に生殖器床を形成した。大型藻体の主枝の萌出、伸長、成熟、脱落には約1年を要し、大型藻体が群落の維持に大きく関与していることが示された。

年齢形質については、付着器内部の生長輪が年輪であることを確かめ、この年輪と相関関係が高く、群落内で容易に測定できる部位として、茎径が最も有効であることを明らかにした。識別藻体の茎径からの推定年齢と刈り取り藻体の生長輪数は、最大値がともに9輪であったことから、本種の最大寿命は9年以上あると考えられる。また、6年間にわたる群落構造の経年変化の解析により、ノコギリモク群落はギャップ更新し、ギャップ相、建設相、成熟相に分けることができ、

その更新周期は4～5年であることを初めて明らかにした。

群落の後継群である幼体の生育限界光強度については、推定された日補償光強度は海面の光強度に対して約1.3%となり、幼体が生育する群落床部での実測値とはほぼ一致した。幼体の消長は、大型藻体の密度や主枝の季節変化に起因する光環境の変化に強く支配されていると考えられる。

現存量法によるノコギリモク群落の年間純生産量は約1.6kg d.wt.m<sup>-2</sup>year<sup>-1</sup>であり、この値は年間の最大現存量の約1.4倍であった。また、1日の純生産量は2～3月にかけて約7g d.wt.m<sup>-2</sup>day<sup>-1</sup>で年間の最大値を示し、陸上植物やその他の海藻群落とほぼ同じ水準であった。この高い生産量は、ノコギリモクが沿岸域の主要な一次生産者であることを量的に証明している。

ノコギリモク群落の生産力モデルは、上部および下部の葉の光合成-光関係、海水および葉群の吸光係数、日射量の日変化をパラメーターとして作成することができた。このモデルから推定した日純生産量と現存量法による実測値とはほぼ一致し、本モデルの有効性が確かめられた。また、海水の吸光係数の値が高い、すなわち汚濁などが進んだ海域ほど、浅所よりも深所に成立する群落において純生産量が急速に低下することが示唆された。

本研究の結果から、ノコギリモク群落は多年生としての生長様式を反映させて構成され、ギャップ更新と高い生産力により長年にわたり安定して維持されていることが明らかになった。また、本研究の方法とその成果は、水産あるいは環境保全などの分野、特に藻場造成において基礎的知見をもたらすとともに、陸上植物群落に比べかなり遅れている海藻群落の生産生態学的研究の発展に寄与できると考えられる。

## 謝 辞

本研究を遂行するにあたり、現地調査の同行とご助言をいただいた水産大学校生物生産学科教授の鬼頭鈞博士に心から厚くお礼申し上げます。本稿をまとめる

に際して始終ご指導とご教示を賜った三重大学生物資源学部教授の前川行幸博士に深く感謝いたします。研究材料のノコギリモクの同定に際しご教示いただいた北海道大学名誉教授の吉田忠生博士に厚く感謝いたします。また、本研究に関してそれぞれ異なった視点からご助言と励ましをいただいた元水産大学校増殖学科教授の松井敏夫博士および故大貝政治博士、水産大学校生物生産学科教授の水上譲博士、三重大学名誉教授喜田和四郎博士、三重大学生物資源学部助手の倉島彰博士に感謝いたします。

本研究での調査地点の選定に際して便宜を図っていただいた山口県水産研究センターの角田信孝氏に感謝いたします。現地調査の実施にあたっては海域の提供と調査船の便宜を図っていただいた山口県黄波戸漁業協同組合の各位にお礼申し上げます。材料の採集および実験にあたっては協力をいただいた水産大学校田名臨海実験実習場事務官の三木浩一氏と同校生物生産学科の学生諸氏に感謝いたします。

なお、本研究の一部は、農林水産省農林水産技術会議事務局の「農林水産系生態秩序の解明と最適制御に関する総合研究」(バイオコスモス計画)の一課題として平成5～7年度にかけて実施した成果が含まれている。このようなプロジェクト研究に参加する機会と多大な援助を賜った本プロジェクト研究の関係者各位に謝意を表します。

## 参考文献

- Agardh, J. 1889. Species Sargassorum australiae. *Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl.* 23 : 1-133.
- Ang, P. O. Jr. 1984. Preliminary study on the alginic contents of *Sargassum* spp. in Balibago, Calatagan, Philippines. *Hydrobiologia* 116/117 : 547-550.
- Ang, P. O. Jr. 1985. Regeneration studies of *Sargassum siliquosum* J. Ag. and *S. paniculatum* J. Ag. (Phaeophyta, Sargassaceae). *Bot. Mar.* 28 : 231-235.

- 新崎盛敏・新崎輝子 1978. 海藻のはなし. p.1-288.  
東海大学出版会, 東京.
- 有賀祐勝 1973. 環境要因と光合成および生産. p.39-63. 水界植物群落の物質生産II-植物プラントナー, 共立出版, 東京.
- Fain, S. R. and Murray, S. N. 1982. Effects of light and temperature on net photosynthesis and dark respiration of gametophytes and embryonic sporophytes of *Macrocystis pyrifera*. *J. Phycol.* 18 : 92-98.
- 富士昭 1999. 磯焼け研究の現状. p.9-24. 磯焼けの機構と藻場修復, (谷口和也 編), 恒星社厚生閣, 東京.
- 布施慎一郎 1962. ガラモ場における動物群集. 生理生態 11 : 23-46.
- Gao, K. and Umezaki, I. 1989. Comparative studies of photosynthesis in different parts of *Sargassum thunbergii*. *Jpn. J. Phycol.* 37 : 7-16.
- 林田文郎 1977. 海中林構成種カジメの年齢と生長について. 日水誌 43 : 1043-1051.
- 林田文朗 1986. カジメの群落生態学的研究-III. カジメ群落の構造について. 東海大学紀要海洋学部 22 : 159-169.
- 林田文郎 1998. 駿河湾におけるホンダワラ類の植生について. 藻類 46 : 97-103.
- Honda, M. 1999. A theoretical analysis and field evaluation of a light and temperature model of production by *Ecklonia cava*. *Hydrobiologia* 398/399 : 361-374.
- Ikusima, I. 1970. Ecological studies on the productivity of aquatic plant communities IV. Light condition and community photosynthetic production. *Bot. Mag. Tokyo* 83 : 330-341.
- Inoh, S. 1930. Embriological studies on *Sargassum*. *Sci. Rep. Tohoku Imp. Univ. Biol.* 5 : 421-438.
- 磯部雅彦 1994. 日本の海岸の現状と問題点. p.1-8. 海岸の環境創造-ウォーターフロント学入門-, (磯部雅彦 編), 朝倉書店, 東京.
- 岩橋義人 1968. 伊豆半島沿岸のアラメ・カジメの生態学的研究-I. カジメの生長. 静岡水試研報 1 : 27-31.
- 岩橋義人 1971. 伊豆半島沿岸のアラメ・カジメの生態学的研究-III. カジメ群落の年級群の交代について. 静岡水試研報 4 : 33-39.
- Jackson, G. A. 1987. Modelling the growth and harvest yield of the giant kelp *Macrocystis pyrifera*. *Mar. Biol.* 95 : 611-624.
- Jerlov, N. G. 1976. Marine optics. p.1-231. Elsevier, Amsterdam.
- 影山明美・横浜康継 1974. 生育深度を異にする褐藻の光合成特性. 藻類 22 : 119-123.
- Kain, J. M. 1971. Synopsis of biological data on *Laminaria hyperborea*. p.1-87. FAO Fish. Synopsis.
- Kain, J. M. 1977. The biology of *Laminaria hyperborea* X. The effect of depth on some population. *J. mar. biol. Ass. U. K.* 57 : 587-607.
- 角田信孝・水津洋志 1994. 長門海域総合開発事業効果調査(磯根漁場, 増殖場造成). p.185-204. 山口県外海水産試験場事業報告 平成5年度, 山口県外海水試.
- 川井浩史 1999. 褐藻綱. p.215-222. 藻類の多様性と系統, (千原光雄 編), 裳華房, 東京.
- 菊池泰二 1973. 藻場生態系. p.23-37. 海洋生態学(山本護太郎 編), 東京大学出版, 東京.
- 木村允 1976. 草原の生産力測定法. p.5-55. 陸上植物群落の生産量測定法, 共立出版, 東京.
- Kira, T. and Shidei, T. 1967. Primary production and turnover of organic matter in different forest ecosystems of the western Pacific. *Jap. J. Ecology* 17 : 70-87.
- 吉良竜夫 1972. 物質生産力の地理的分布. p.225-243. 作物の光合成と物質生産(戸苅義次 監修), 養賢

- 堂, 東京.
- 桐山隆哉・藤井明彦・吉村拓・清本節夫・四井敏雄  
1999. 長崎県下で1998年秋に発生したアラメ類の  
葉状部欠損現象. 水産増殖 47 : 319-323.
- Kirkman, H. 1984. Standing stock and produc-  
tion of *Ecklonia radiata* (C. Ag.) J.  
Agardh. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 76 : 119-  
130.
- 小島博 1979. 徳島県産アラメの生長について. 水産増  
殖27 : 156-159.
- 今野敏徳 1985. ガラモ場・カジメ場の植生構造. ガラ  
モ場-ホンダワラ類の生物学-. 海洋科学 17 :  
57-65.
- 倉島彰・横浜康継・有賀祐勝 1996. 褐藻アラメ・カジ  
メの生理特性. 藻類 44 : 87-94.
- Larkum, A. W. D. 1986. A study of growth  
and primary production in *Ecklonia  
radiata* (C. Ag.) J. Agardh (Laminariales)  
at a sheltered site in Port Jackson, New  
South Wales. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 96 :  
177-190.
- Lüning, K. 1990. Seaweeds. Their environment,  
biogeography and ecophysiology. John  
Wiley & Sons, New York.
- Maegawa, M. 1980. Measurement of photosyn-  
thesis and productivity of the cultivated  
*Monostroma population*. *La mer* 18 : 116-  
124.
- Maegawa, M. 1990. Ecological studies of  
*Eisenia bicyclis* (Kjellman) Setchell and  
*Ecklonia cava* Kjellman. *Bull. Fac.  
Bioresources, Mie Univ.* 4 : 73-145.
- 前川行幸 1999. 海中林の維持機構. p.38-49. 磯焼け  
の機構と藻場修復, (谷口和也 編), 恒星社厚生  
閣, 東京.
- 前川行幸・喜田和四郎 1984a. アラメ・カジメ群落に  
関する生態学的研究-Ⅲ. アラメ藻体における相  
対生長の季節変化. 三重大水産研報 11 : 189-198.
- 前川行幸・喜田和四郎 1984b. アラメ・カジメ群落に  
関する生態学的研究-Ⅳ. カジメ藻体における相  
対生長の季節変化. 三重大水産研報 11 : 199-206.
- 前川行幸・喜田和四郎 1987. アラメ及びカジメ群落の  
生産構造に関する研究. 藻類 35 : 34-40.
- Maegawa, M. and Kida, W. 1991.  
Distributional pattern of *Ecklonia cava*  
(Phaeophyta) marine forest in the coast of  
Shima Peninsula, central Japan. *Jpn. J.  
Phycol.* 39 : 173-178.
- Maegawa, M., Kida, W. and Aruga, Y. 1988.  
A demographic study of the sublittoral  
brown alga *Ecklonia cava* Kjellman in  
coastal water of Shima Peninsula, Japan.  
*Jpn. J. Phycol.* 36 : 321-327.
- Maegawa, M., Kida, W., Yokohama, Y. and  
Aruga, Y. 1988. Comparative studies on  
critical light conditions for young *Eisenia  
bicyclis* and *Ecklonia cava*. *Jpn. J.  
Phycol.* 36 : 166-174.
- Maegawa, M., Kunieda, M. and Kida, W.  
1993. The influence of ultraviolet radiation  
on the photosynthetic activity of several  
red algae from different depths. *Jpn. J.  
Phycol.* 41, 207-214.
- Maegawa, M., Yokohama, Y. and Aruga, Y.  
1987. Critical light conditions for young  
*Ecklonia cava* and *Eisenia bicyclis* with  
reference to photosynthesis. *Hydrobiologia*  
151/152 : 447-455.
- Mann, K. H. 1972. Ecological energetics of the  
sea-weed zone in a marine bay on the  
Atlantic coast of Canada. II. Productivity  
of the seaweeds. *Mar. Biol.* 14 : 199-209.
- 増田修一・末永望・中嶋泰・横浜康継 1998. 東京湾に  
おける大型褐藻類の育成試験の結果について.  
p.29. 平成10年度日本水産学会春季大会, 講演要  
旨集.
- 松井敏夫・大貝政治・大内俊彦・角田信孝・中村達夫  
1984. 山口県日本海沿岸中部域における海藻群落.



- 水大校研報 32 : 91-113.
- Midorikawa, B. 1959. Growth-analytical study of altherbosa on Mt. Hakkoda, north-east Japan. *Ecol. Rev.* 15 : 83-117.
- Monsi, M. und Saeki, T. 1953. Über den Lichtfaktor in den Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion. *Jap. Journ. Bot.* 14 : 22-52.
- Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ., Ser. E (Biol.)* 2 : 215-235.
- Murase, N. and Kito, H. 1998. Growth and Maturation of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh in Fukawa Bay, the Sea of Japan. *Fisheries Science* 64 : 393-396.
- Murase, N., Kito, H., Mizukami, Y. and Maegawa, M. 2000. Productivity of a *Sargassum macrocarpum* (Fucales, Phaeophyta) population in Fukawa Bay, Sea of Japan. *Fisheries Science* 66 : 270-277.
- Murase, N., Maegawa, M. and Kida, W. 1989. Photosynthetic characteristics of several species of Rhodophyceae from different depths in the coastal area of Shima Peninsula, central Japan. *Jpn. J. Phycol.* 37 : 213-220.
- 村瀬昇・松井敏夫・大貝政治 1993. 山口県瀬戸内海沿岸東部海域の海藻相. 水大校研報 41 : 237-249.
- 村瀬昇・大貝政治 1996. 瀬戸内海長島沿岸に生育するクロメの生長と成熟. 水産増殖 44 : 59-65.
- 村田吉男 1980. 光合成と生産. p.475-507. 光合成と物質生産, (宮地重遠・村田吉男 編), 理工学社, 東京.
- Murata, Y., Miyasaka, A., Akita, S. and Munakata, K. 1968. Estimation of dry matter increase of rice stands by continuous measurement using a large assimilation chamber. JIBP/PP Level III Experiments 1966-1967, 35-38.
- Mutoh, N., Yoshida, K. H., Yokoi, Y., Kimura, M., Hogetsu, K., Midorikawa, B., Masuzawa, T. and Nakamura, T. 1978. Analytical studies on the growth of *Miscanthus sacchariflorus* (Maxim.) Benth. Studies on production processes and net production of the community. p.222-230. JIPB Synthesis Vol.19, Ecophysiology of photosynthetic productivity, (Monsi M. and Saeki T. eds.), University of Tokyo Press, Tokyo.
- 中原紘之 1984. 個体群をめぐって. 褐藻の生活史 XV I, 海洋と生物 33 : 300-305.
- 中井俊介 1990. 水温・塩分. p48-54. 沿岸環境調査マニュアルII (水質・微生物篇), (日本海洋学会 編), 恒星社厚生閣, 東京.
- 中山剛 1999. 分子系統学からみた多様性. p.30-49. 藻類の多様性と系統, (千原光雄 編), 裳華房, 東京.
- Nanba, N. and Okuda, T. 1993. Growth of main branches of *Sargassum siliquastrum* at Tsuyazaki, Japan. *Nippon Suisan Gakkaishi* 59 : 1675-1678.
- 南西海区水産研究所 1979. 沿岸海域藻場調査. 瀬戸内海関係海域藻場分布調査報告—藻場の分布—. p.1-419. 南西水研, 広島.
- 日本海洋学会 1985. 海洋観測常用表 (海洋観測指針附録). 第2表. p.5-19. (気象庁 編), 日本海洋学会, 東京.
- 新原義昭 1975. リシリコンブの生理学的研究. 幼体の光合成と呼吸におよぼす温度, 光および塩分の影響について. 北海道水試験報告 17 : 11-17.
- 小河久朗 1983. ホンダワラ類藻場. p.219-230., インド. p.264. 海藻資源養殖学, (徳田廣・大野正夫・小河久朗 共著), 緑書房, 東京.
- 小川房人 1980. 植物の成長様式. p.1-34. 個体群の構造と機能, 朝倉書店, 東京.
- 大貝政治・村瀬昇 1995. 海藻植生調査. p.1-1-1-18.

- 平成6年度沿岸域増殖漁場開発調査・試験研究報告書, 水産大学校沿岸域増殖漁場開発研究チーム.
- 太田雅隆・二宮早由子 1990. ホンダワラ属海藻の分布と海水流動との関係. *藻類* 38 : 179-185.
- 大山温美 1998. 三重県錦湾におけるカジメ群落の構造と生産力. 三重大学大学院生物資源学研究所博士前期課程学位論文.
- Ozasa, H., Nakase, K., Watanuki, A. and Yamamoto, H. 1995. Structure accommodation to marine organisms. *Proceedings of international conference on ecological system enhancement technology for aquatic environments* (ECOSSET'95), 406-411.
- Parsons, T. R., Takahashi, M. and Hargrave, B. 1984. Biological oceanographic processes, 3rd ed. p.1-332. Pergamon Press, Oxford.
- Peer, Y. Van de and Wachter, R. De. 1997. Evolutionary relationships among the Eukaryotic crown taxa taking into account site-to-site rate variation in 18S rRNA. *J. Mol. Evol.* 45 : 619-630.
- Platt, T., Denman, K. L. and Jassby, A. D. 1977. Modeling the productivity of phytoplankton. p.807-856. *The Sea : Ideas and observations on progress in the study of the seas*, Vol. VI, (E. D. Goldberg ed.), John Wiley, New York.
- Prince, J. S. and O'neal, S. W. 1979. The ecology of *Sargassum pteropleuron* Grunow (Phaeophyceae, Fucales) in the waters off South Florida. I. Growth, reproduction and population structure. *Phycologia* 18 : 109-114.
- Ryther, J. H. 1969. Photosynthesis and fish production in the Sea. *Science* 166 : 72-76.
- Saeki, T. 1960. Interrelationships between leaf amount, light distribution and total photosynthesis in a plant community. *Bot. Mag. Tokyo* 73 : 55-63.
- Sakanishi, Y., Yokohama, Y. and Aruga, Y. 1988. Photosynthesis measurements of blade segments of brown algae *Ecklonia cava* Kjellman and *Eisenia bicyclis* Setchell. *Jpn. J. Phycol.* 36 : 24-28.
- Smith, S. V. 1981. Marine macrophytes as a global carbon sink. *Science* 211 : 838-840.
- 三本菅喜昭 1994. 磯焼けの生態. 水産業関係試験研究推進会議, 資源増殖部会テーマ別研究のレビュー Sre.3, (浮永久 編). 中央水研研報, 横浜.
- 佐々田憲・藤山虎也・犬丸愷 1975. 瀬戸内海産ホンダワラ科藻類の分布について. 広島大水産研報 14 : 89-100.
- Southeast Asian Fisheries Development Center 1990. Technical manual for resource enhancement, p.1-120.
- 須藤俊造 1992. 海藻・海草相とその環境条件との関連をより詰めて求める試み. *藻類* 40 : 289-305.
- 杉森康宏 1985. 海中の放射伝達. p.80-128. *海洋環境光学*, (杉森康宏・坂本亘 編), 東海大出版, 東京.
- 田川日出夫 1973. 生態遷移 I. p.1-87. 共立出版, 東京.
- 高木伸雄・福屋正嗣・木田英之 1995. 生態系環境に配慮した漁港施設の整備計画について (浜田漁港瀬戸ヶ島防波堤の事例). *Proceedings of international conference on ecological system enhancement technology for aquatic environments* (ECOSSET'95), 418-423.
- 高間浩 1979. 三浦市沿岸におけるアラメ・カジメの現存量と群落構造について. p.137-151. 神奈川水試相模湾資源環境調査報告書.
- Tamiya, H. 1951. Some theoretical notes on the kinetics of algal growth. *Bot. Mag. Tokyo* 64 : 167-173.
- 谷口和也 1990a. 牡鹿半島沿岸におけるアラメ群落の更新過程. 東北水研研報 52 : 9-12.
- 谷口和也 1990b. アラメ群落の後継群形成に及ぼす間

- 引き効果. 日水誌 56 : 595-597.
- 谷口和也・加藤史彦 1984. 褐藻類アラメの年齢と生長. 東北水研研報 46 : 15-19.
- 谷口和也・蔵多一哉・鈴木稔 1994. 海藻のケミカルシグナル, 生存戦略としての化学的防御. 化学と生物 32 : 434-442.
- 谷口和也・山田悦正 1978. 能登飯田湾の漸深帯における褐藻ヤツマタモクとノコギリモクの生態. 日水研研報 29 : 239-253.
- 谷口和也・山田秀秋 1988. 松島湾におけるアカモク群落の周年変化と生産力. 東北水研研報 50 : 59-65.
- Tatewaki, M. 1966. Formation of a crustaceous sporophyte with unilocular sporangia in *Scytosiphon lomentaria*. *Phycologia* 6 : 62-66.
- 寺脇利信・吉田吾郎・吉川浩二・有馬郷司 1996. 瀬戸内海西部における基面の高さ別のホンダワラ植生の観察. 南西水研研報 29 : 49-58.
- Trono, G. C. Jr. 1999. Diversity of the seaweed flora of the Philippines and its utilization. *Hydrobiologia* 398/399 : 1-6.
- 月館潤一 1989. 海中林造林による魚介類・藻類の資源増大をめざして—西日本：ホンダワラ海中林の造成と利用—. p.359-406. 海洋牧場 マリーンランディング計画, (農林水産技術会議事務局 編), 恒星社厚生閣, 東京.
- Umezaki, I. 1974. Ecological studies of *Sargassum thunbergii* (Mertens) O. Kuntze in Maizuru Bay, Japan Sea. *Bot. Mag. Tokyo* 87 : 285-292.
- Umezaki, I. 1983. Ecological studies of *Sargassum miyabei* Yendo in Maizuru Bay, Japan Sea. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 49 : 1825-1834.
- Umezaki, I. 1986. Growth of the primary laterals in *Sargassum ringgoldianum* Harv. subsp. *coreanum* (J. Ag.) Yoshida in Obama Bay, Japan Sea. *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 52 : 957-963.
- 山本進一 1984. 森林の更新—そのパターンとプロセス—. 遺伝 38 : 43-50.
- 横浜康継 1973a. 生育深度を異にする緑藻の光合成特性. 藻類 21 : 70-75.
- 横浜康継 1973b. 生育深度を異にする紅藻の光合成特性. 藻類 21 : 119-124.
- 横浜康継・片山舒康・古谷庫造 1986. 改良型プロダクトメーター (差働式検容計) とその海藻の光合成測定への応用. 藻類 34 : 37-42.
- 横浜康継・前川行幸 1988. プロダクトメーター (差働式検容計) による大型試料の光合成および呼吸測定. 藻類 36 : 29-36.
- Yokohama, Y., Tanaka, J. and Chihara, M. 1987. Productivity of the *Ecklonia cava* community in a bay of Izu Peninsula on the Pacific coast of Japan. *Bot. Mag. Tokyo* 100 : 129-141.
- 吉田吾郎・新井章吾・寺脇利信 1997. 広島湾大野瀬戸産ノコギリモク幼体の成長に及ぼす光量・水温の影響. 南西水研研報 30 : 137-145.
- Yoshida, T. 1960. On the growth rings found in the root of *Sargassum ringgoldianum* Harvey (Fucales), *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.* 26 : 673-678.
- 吉田忠生 1970. アラメの物質生産に関する2・3の知見. 東北水研研報 30 : 107-112.
- Yoshida, T. 1983. Japanese species of *Sargassum* subgenus *Bactrophycus* (Phaeophyta, Fucales). *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. V (Botany)* 13 : 99-246.
- Yoshida, T. 1989. Taxonomy of *Sargassum*. *Korean J. Phycol.* 4 : 107-110.
- 吉田忠生 1998. ひばまた目. p.359-416. 新日本海藻誌, 日本産海藻類総覧, 内田老鶴圃, 東京.
- Yoshida, T., Majima, T., and Marui, M. 1983. Apical organization of some genera of Fucales (Phaeophyta) from Japan. *J. Fac. Sci., Hokkaido Univ. Ser. V (Botany)* 13 : 49-56.

Yoshida, T., Sawada, T. and Higaki, M. 1963.  
*Sargassum* vegetation growing in the sea

around Tsuyazaki, North Kyushu, *Japan*.  
*Pacific Science* 17 : 135-144.

## Ecological study of *Sargassum macrocarpum* C. Agardh (Fucales, Phaeophyta)

Noboru Murase

*Sargassum macrocarpum* C. Agardh (Fucales, Phaeophyta) is a perennial brown alga and is highly differentiated into the holdfast, stem, main branches, vesicles, receptacles and so on. This species forms dense populations called *Sargassum* beds, which play a major role in the primary production in coastal ecosystems, and are important as nursery grounds for coastal fishes and other animals. The present study focused on the biological characteristics of *S. macrocarpum* with reference to its production ecology. Special attention was paid to the relationship between the structure and the function of the *S. macrocarpum* population on the flat rock area in Fukawa Bay, facing the Sea of Japan, Yamaguchi Prefecture, Japan. The following characteristics were examined, 1) growth and maturation from embryos to adult thalli using methods of tagging, clipping, transplanting in a field study, and tank culture in a laboratory study, 2) seasonal and yearly changes in standing crop, density, productive structure, age composition, dispersion map and the analysis of the regeneration process, 3) critical light intensity for growth in the population and daily compensation point of juvenile thalli, 4) estimations of net production by the summation method and a mathematical model based on the rate of photosynthesis and light intensity under water and in the population.

Eggs and embryos on female receptacles were observed in June. After attachment and germination on the sea bed, embryos grew to 2 - 5 mm in total length by October to December. Growth of the juvenile thalli was very slow and reached only 10cm or less in total length after approximately one year from germination. This slow growth pattern was observed in the field and the indoor tank culture. Thereafter, the thalli began to grow from fall to winter and reached about 15 cm in total length after 1.5 years from germination. In June, after 2 years, only two thalli of about 50 cm or more in total length bore receptacles and matured. The majority of the other thalli, however, did not bear receptacles and grew to 10 - 26 cm in total length. Thereafter, the length of the main branches of these thalli grew rapidly. Therefore, it was clarified that it took at least two years of growth by *S. macrocarpum* to reach maturation. Additionally, receptacles were evident in the majority of adult thalli, which were collected in the field, with three or more growth rings in the holdfast. During the period from June to August, all of the old branches withered and new branches had already developed on the perennial stems of the adult thalli. New branches grew rapidly from fall to winter, and bore receptacles from March to June. The main branches of the adult thalli deteriorated until spring through the winter, approximately one year after development of the main branches. Therefore, it is thought that this periodical growth pattern of the main branches plays an important role in the stability of the population.

Growth rings observed in the holdfast were confirmed as annual rings which formed periodically once a year. There was an adequate correlation between stem diameter and the numbers of annual rings. Therefore, the stem diameter was used as the standard characteristic of age. Additionally, this characteristic was readily measurable underwater in the natural population. The maximum

life span of *S. macrocarpum* was considered to be nine years or more, according to the age analysis using the stem diameter and the number of annual rings. The regeneration process of the population corresponded well to typical "gap regeneration" in terrestrial climax forests. Three phases of gap, building and maturation were distinguished with reference to the structural and dynamic features of the population, and the turnover time of the canopy layer was 4-5 years.

Juvenile thalli on the population floor play an important role as major constituents of the coming generation. The estimated daily compensation point of the juvenile thalli was 1.3 % of the sea surface light intensity. This value agreed well with the observed critical light intensity for growth of the juvenile thalli on the population floor. Results indicated that juvenile thalli are strongly influenced by the change in light distribution on the population floor according to yearly changes in the population density.

Annual net production of newly sprouting branches in June from 1993 to 1994 was about 1.6 kg dry wt.m<sup>2</sup>year<sup>-1</sup> based on the summation method, which was calculated from the monthly change in the productive structure. The relative value of the annual net production to the maximum standing crop in May was about 1.4. Daily net production reached a maximum of about 7 g dry wt. m<sup>-2</sup>day<sup>-1</sup> from February to March. These high production rates of the *S. macrocarpum* population represents one of the main primary producers in coastal ecosystems.

For estimating the production of the *S. macrocarpum* population, a mathematical model was developed using factors of the photosynthesis-light curves of the upper and lower leaves, the attenuation coefficient of sea water, the extinction of light in the population and the daily change in solar irradiance. The estimated daily production agreed well with the measured daily production based on the summation method. This model suggests that in the deeper population, the production decreased rapidly by the high attenuation coefficient caused by the turbidity of the sea water.

In the present study, it was clarified that the *S. macrocarpum* population was characterized by a perennial growth pattern, and was maintained and stabilized by gap regeneration and high productivity over many years. This study provides fundamental methods and data on which to base marine afforestation, which is important for the enhancement of nursery grounds and for the preservation of environmental conditions in coastal ecosystems. Additionally, it is thought that the methods used in this study are applicable for the study of the production ecology of the other macroalgal populations.